ECOLE NATIONALE VETERINAIRE DE TOULOUSE

ANNEE : 1982

THESE : 37

L'ECHOLOCATION CHEZ LES CETACES

ETUDE SYNTHETIQUE DU GUIDAGE PAR UN SONAR NATUREL EN MILIEU AQUATIQUE

THESE

Pour le Doctorat Vétérinaire
(Diplôme d'Etat)
Présentée et soutenue publiquement en 1982
Devant l'Université Paul Sabatier de Toulouse

par

Claude, Robert PETIT

né le 24 janvier 1955 à PARIS (11ème)

MEMBRES DU JURY

Président : ..... Monsieur ROUX
Professeur à l'Université Paul Sabatier de Toulouse

Assesseurs : ..... Monsieur GODFRAIN
Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse

Madame BURGAT-SACAZE
Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

ECOLE NATIONALE VETERINAIRE DE TOULOUSE

ANNEE : 1982 *THESE : 37*

L'ECHOLOCATION CHEZ LES CETACES

ETUDE SYNTHETIQUE DU GUIDAGE PAR UN SONAR NATUREL

EN MILIEU AQUATIQUE

THESE

Pour le Doctorat Vétérinaire
(Diplôme d'Etat)
Présentée et soutenue publiquement en 1982
Devant l'Université Paul Sabatier de Toulouse

par

Claude, Robert PETIT

né le 24 janvier 1955 à PARIS (11ème)

MEMBRES DU JURY

Président : ..... Monsieur ROUX
Professeur à l'Université Paul Sabatier de Toulouse

Assesseurs : ..... Monsieur GODFRAIN
Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse

Madame BURGAT-SACAZE
Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41547621_0024

MINISTERE DE L'AGRICULTURE

ECOLE NATIONALE VETERINAIRE DE TOULOUSE

Directeur : ..... M.LAUTIE
Directeur honoraire : ..... M. FLORIO
Professeurs honoraires : ..... M. BRIZARD
..... M. SAURAT

PERSONNEL ENSEIGNANT
CHAIRE DE PHARMACIE ET TOXICOLOGIE

Professeur titulaire ..... M. GODFRAIN
Professeur sans chaire ..... Mme BURGAT-SACAZE

Pharmacie et Toxicologie

CHAIRE DE PHYSIQUE ET CHIMIE BIOLOGIQUES ET MEDICALES

Professeur titulaire ..... M. RICO
Professeur sans chaire ..... M. BRAUN
Maître Assistant ..... M. BENARD

Physique Biologique et Médicale
Chimie Biologique et Médicale
Informatique biologique et médicale

CHAIRE D'ANATOMIE DES ANIMAUX DOMESTIQUES

Professeur titulaire ..... M. PAVAUX
Maître Assistant ..... M. LIGNEREUX
Maître Assistant ..... M. SAUTET

Organogénèse - Tératologie
Anatomie Générale - Anatomie Appliquée

CHAIRE DE PHYSIOLOGIE, PHARMACODYNAMIE ET THERAPEUTIQUE

Professeur titulaire ..... M. RUCKEBUSCH
Professeur sans chaire ..... M. FARGEAS
Maître Assistant Agrégé ..... M. TOUTAIN

Physiologie - Pharmacodynamie - Thérapeutique

CHAIRE D'HISTOLOGIE - ANATOMIE PATHOLOGIQUE

Professeur titulaire ..... M. VAN HAVERBEKE
Professeur sans chaire ..... M. CABANIE
Maître Assistant Agrégé ..... M. MAGNOL

Histologie - Embryologie
Anatomie Pathologique - Clinique

CHAIRE D'HYGIENE ET INDUSTRIE DES ALIMENTS D'ORIGINE ANIMALE

Professeur titulaire ..... M. LABIE
Maître de Conférences ..... M. EECKHOUTTE
Maître Assistant Agrégé ..... Mme BENARD

Hygiène - Inspection - Contrôle et Technologie des denrées alimentaires d'origine animale - Clinique

CHAIRE DE PARASITOLOGIE ET MALADIES PARASITAIRES

Professeur titulaire ..... M. DORCHIES
Maître de Conférences ..... M. FRANC
Maître Assistant ..... M. DUCOS DE LAHITTE

Zoologie appliquée - Ecologie - Parasitologie externe -
Dermatologie - Parasitologie interne - Clinique

CHAIRE DE SEMIOLOGIE ET PATHOLOGIE MEDICALE
DES EQUIDES ET CARNIVORES ET DE LEGISLATION

Professeur titulaire ..... M. LESCURE
Maître de Conférences ..... M. GUELFI
Maître Assistant ..... M. REGNIER

Sémiologie et Pathologie Médicale des Equidés et Carnivores
Législation Vétérinaire et Déontologie Clinique

CHAIRE DE PATHOLOGIE MEDICALE DU BETAIL
ET DES ANIMAUX DE BASSE-COUR

Professeur titulaire ..... M. TOURNUT
Maître de Conférences ..... M. BEZILLE
Maître Assistant ..... M. JOUGLAR
Maître-Assistant ..... M. FAYOLLE

Sémiologie et Pathologie Médicale du bétail et des animaux de basse-cour
Clinique - Consultation itinérante

CHAIRE DE PATHOLOGIE CHIRURGICALE

Professeur titulaire ..... M. CAZIEUX
Maître de Conférences ..... M. GENEVOIS
Maître-Assistant ..... M. AUTEFAGE

Propédeutique et Sémiologie Chirurgicale - Radiologie - Technique Chirurgicale - Anesthésiologie
Pathologie Chirurgicale - Clinique - Traumatologie - Podologie orthopédique

CHAIRE DE PATHOLOGIE DE LA REPRODUCTION

Professeur titulaire ..... M. FERNEY
Professeur sans chaire ..... M. ROYAL

Pathologie de l'appareil génital et de la mamelle - Sémiologie et Propédeutique - Pathologie de la Reproduction - Obstétrique et pathologie du nouveau-né - Clinique - Consultation itinérante

CHAIRE DE MALADIES CONTAGIEUSES - ZOONOSES -
LEGISLATION SANITAIRE

Professeur titulaire ..... M. CHANTAL
Maître Assistant ..... M. PICAVET

Epidémiologie - Maladies contagieuses - Zoonoses
Législation Sanitaire - Clinique

CHAIRE DE PATHOLOGIE GENERALE - MICROBIOLOGIE - IMMUNOLOGIE

Professeur titulaire ..... M. LAUTIE
Maître Assistant ..... M. PELLERIN
Maître Assistant ..... M. MILON

Microbiologie - Immunologie - Pathologie Générale

CHAIRE D'ELEVAGE ET ECONOMIE

Professeur titulaire ..... M. QUEINNEC
Professeur sans chaire ..... M. DARRE
Maître Assistant ..... Mme QUEINNEC

Ethnologie - Génétique animale - Extérieur - Zootechnie et Economie générales - Ethologie appliquée, Sciences, Techniques, Economie de l'Elevage et des Productionsanimales
Insémination artificielle - Organisation de l'Elevage

CHAIRE D'ALIMENTATION

Professeur titulaire ..... M. FALIU
Professeur sans chaire ..... M. GRIESS
Maître Assistant ..... M. ENJALBERT

Botanique appliquée et Bromatologie - Agronomie - Alimentation

CHARGES D'ENSEIGNEMENT

MM. les Professeurs : ANGELIER, ARMENGAUD, COMBES, COMBRET, CROS, FERNET, et MAZENC.

La Faculté et l'Ecole déclarent n'être pas responsable des opinions émises par les candidats
(Délibération de la Faculté en date du 10 mai 1891 et du Conseil de l'Ecole en date du 13 juin 1924).

L'ECHOLOCATION CHEZ LES CETACES

ETUDE SYNTHETIQUE DU GUIDAGE PAR UN SONAR NATUREL EN MILIEU AQUATIQUE

UNIV. LEIDEN

Cette thèse est dédiée
à Andrée, ma grand-mère,
et à tous ceux que j'aime
et qu'il n'est pas besoin
d'énumérer...

Les murs de Maubec, Cugnaux, Bordebasse, Rocolan,
Baluffet, resteront toujours debout au fond de nos
mémoires, car c'est de l'amitié qui tient leurs pierres
soudées.

A Gangster et Bouchon, message personnel:
It's only rock'n roll.

A mon jury de thèse
qui a accepté de recevoir
le présent travail,

j'exprime ma gratitude
et mes remerciements.

J'éprouve l'émotion la plus forte
devant le mystère de la vie.

EINSTEIN Albert (1879–1955)

Les chats voient la nuit mais ça ne leur
sert à rien: Les chattes voient aussi.

CAVANNA

L' ECHOLOCATION CHEZ LES CETACES :

PROSPECTUS : Considérations générales et présentation du travail. 1

HISTORIQUE : La découverte de l'écholocation à travers les espèces animales. 4

1 - Chiroptères. 5
2 - Oiseaux. 8
3 - Mammifères marins. 10
4 - Homme. 11

PREMIERE PARTIE : Les cétacés : Etude zoologique.
Généralités. 14

I - Systématique . 17

A - Sous-ordre des ODONTOCETES. 17

B - Sous-ordre des MYSTICETES 32

Tableau récapitulatif de la classification des cétacés actuels. 38

II - Biologie générale des cétacés. 40

A - Locomotion 40
B - Plongée 43
C - Vision 45
D - Olfaction 46
E - Audition 47

DEUXIEME PARTIE : Biophysique de l'écholocation.

Généralités. 49

I - Théories du sonar : application au sonar biologique. 51

1 - Expression mathématique de la transmission du signal. 51
2 - Mesure de la résolution. 53
3 - Appréciation de la vitesse relative de la cible. 53
4 - Capacités d'information d'un signal sonore. 53
5 - Portée des signaux. 54

II - L'appareil émetteur. 55

1 - Structures anatomiques permettant l'émission. 55

a) ostéologie du crâne 55
b) structures céphaliques focalisant le signal émis 57
c) structure des voies aériennes 60

2 - Mécanique de l'émission des cliquetis. 61

III - L'appareil émetteur. 63

1 - Structures anatomiques permettant la réception. 63

a) éléments permettant la conduction du signal réfléchi 63
b) anatomie de l'oreille 65
c) structures permettant l'interprétation des stimuli sonores 67
d) intégration des stimuli et formation de l'image acoustique 69

TROISIEME PARTIE : Etude dynamique : les cétacés et leur sonar dans le milieu naturel. 71

I - Méthodes générales d'étude sur l'animal vivant. 71

1 - Etudes en laboratoire. 71

a) méthodes en aquarium 71
b) méthodes en bassin 72

2 - Etudes en milieu naturel. 73

II - Utilisation de l'écholocation par les cétacés dans leur milieu naturel . 75

1 - Odontocètes. 75

a) delphinidés 75
b) platanistidés 78
c) delphinapteridés 79
d) physeteridés 79

2 - Mysticètes . 82

a) données anatomiques 82
b) données écologiques 83
c) données acoustiques 84

3 - Relations entre les types de sonar et l'écologie chez les odontocètes. 86

III - Pathologie de l'écholocation : les échouages de cétacés . 88

1 - Nature des échouages. 88

a) échouages en masse 88
b) échouages individuels 89

2 - Etiologie des échouages en relation avec l'écholocation. 89

a) facteurs géographiques 89
b) facteurs spécifiques 90
c) facteurs météorologiques 91
d) facteurs accidentels 91
e) facteurs pathologiques 91

CONCLUSION GENERALE . 93

Perspective d'avenir pour la connaissance du sonar des cétacés. 94

L'écholocation dans la phylogénèse. 95

BIBLIOGRAPHIE 97

PROSPECTUS

Considérations générales et présentation

du travail

On désigne sous le terme d "écholocation" l'utilisation d'ondes sonores pour se diriger dans l'espace. L'être humain, pour lequel l'espace visuel constitue la principale modalité de contact avec le monde extérieur, ne cerne que difficilement la notion d'espace sonore, et encore lui faut-il réaliser un effort d'imagination important ; même dans ce cas, l'écholocation demeure une notion très abstraite, excepté dans des circonstances très particulières. En effet, cette méthode originale n'est pas employée que par quelques oiseaux ou mammifères d'une façon naturelle, mais aussi et de façon artificielle par l'Homme, inventeur de l'appareillage électro-acoustique connu sous le nom de SONAR (pour Sound Navigation Ranging) tout d'abord utilisé par la marine de guerre pour la détection des sous-marins et ultérieurement par les pêcheurs pour le repérage en mer des bancs de poissons. Par analogie avec la machine inventée par l'homme, on qualifie souvent de SONAR l'appareil acoustique des animaux utilisant le guidage par ondes sonores. Le mot "écholocation" communément employé est d'ailleurs un anglicisme que l'on gagnerait à remplacer par le terme plus judicieux d'ECHOLOCALISATION.

Dans l'univers sonore animal, il convient ainsi de discerner deux parties différentes quant à leurs fonctions : la communication, qui est au service du groupe et l'écholocation, propre à un petit nombre d'espèces seulement, au service de l'individu.

Nous verrons que le milieu liquide impose aux cétacés pour leur repérage sonore l'utilisation exclusive d'ultrasons. Ceci ne veut pas dire que l'emploi d'ultrasons par un animal soit forcément en relation avec l'utilisation de l'écholocation. Il existe en effet des exemples de simple communication ultrasonore : C'est le cas du cri d'isolement du souriceau, ou du signal de rencontre sexuelle du lièvre, ou même encore de certaines formes , limitées il est vrai, de communication chez les cétacés.

A l'inverse, certains signaux d'écholocation - dans le cas des oiseaux cavernicoles des genres *Steatornis* et *Collocalia* - se situent pour une bonne part dans la bande sonore audible par l'homme. De plus, le concept d'ultrason est très relatif puisqu'il n'est lié qu'à la limite supérieure de réception de l'oreille humaine, qui varie entre 12.000 et 20.000 Hz selon les individus. Si le terme avait été défini non pas par l'homme, mais par le dauphin à dents ridées (*Steno bredanensis*) , le domaine des ultrasons ne s'étendrait peut-être qu'au delà de 200.000 Hz : la fréquence maximale d'émission de cet animal est de 350.000 Hz. Enfin il existe de nombreuses espèces capables de percevoir les ultrasons sans elles-mêmes en émettre : C'est le cas du chien.

On trouvera dans les pages suivantes une étude divisée en trois parties, aussitôt après qu'un bref historique de la découverte de l'écholocation dans le monde animal ait été exposé.

La première partie sera consacrée à la zoologie des cétacés. Quelques données anatomiques et physiologiques en relation avec l'écholocation y seront plus particulièrement soulignées. Une deuxième partie traitera de façon concise des conditions biophysiques de la réalisation de l'écholocation en milieu marin. C'est enfin dans la troisième partie que sera abordée l'étude générale et comparée de l'écholocation dans les différentes espèces de cétacés :

Se trouveront ainsi rassemblés les éléments permettant de tenter de dégager une conclusion.

L'objet de ce travail est essentiellement de réaliser sur le sujet une synthèse en langue française des travaux publiés dont la quasi-totalité disponible est rédigée en anglais ; mais il sera aussi tenté de situer l'écholocation dans la phylogénèse des cétacés, qui constituent l'ordre de mammifères le mieux adapté à son milieu.

* * * * * *

HISTORIQUE

La découverte de l'écholocation à travers les espèces animales

I - CHIROPTERES

C'est à PAVIE en l'année 1793 que débute l'histoire de la connaissance de l'écholocation, lorsque l'abbé Lazaro SPALLANZANI (1729-1799), dont Voltaire affirme qu'il est "le meilleur observateur d'Europe", décide d'étudier la vision des oiseaux. Voltaire, bien que médiocre naturaliste et de ce fait de peu d'autorité pour porter un jugement sur Spallanzani, ne se trompe pas : l'abbé de Pavie est un physiologiste aux méthodes rigoureuses dont le génie préfigure véritablement celui de Pasteur.

En cette année 1793, Spallanzani a décidé de vérifier un très ancien préjugé selon lequel les oiseaux seraient parfaitement nyctalopes. L'expérimentation est aisée à conduire, et le physiologiste a bientôt fait de démontrer qu'un oiseau, même privé de nourriture durant une longue période, est incapable de trouver des insectes dans l'obscurité totale : l'oiseau a toujours besoin d'une certaine luminosité, même très faible, pour se repérer dans son milieu.

Cependant, une espèce particulière "d'oiseau" -la pipistrelle- semble montrer une capacité de vision dans l'obscurité la plus totale. Spallanzani établit donc un protocole expérimental pour une étude plus approfondie de cet animal qui est en fait une chauve-souris ; à cette époque en effet, tous les naturalistes -Buffon excepté- affirmaient l'appartenance des chauves-souris à la classe des oiseaux. Spallanzani va expérimenter toute une année, jusqu'en 1794. Tout d'abord, il crève les yeux des animaux -ce sont des pipistrelles (*Pipistrellus sp. famille des vespertilionidés*) puis d'autres espèces : noctuelles (*Noctilio sp. famille des noctilionidés*), petits et grands fers à cheval (*Rhinolophus sp. famille des rhinolophidés*)- et les libère dans une pièce à l'intérieur de laquelle il a pris soin de disposer divers obstacles : Fils tendus , pièces de bois suspendues, etc...

Ce faisant, il observe que non seulement la chauve-souris ne se heurte ni aux murs, ni au plafond, mais encore qu'elle évite tous les obstacles. Mieux, lorsqu'il s'agit de franchir un obstacle qui ne laisse le passage qu'à un seul animal, elle replie partiellement les ailes, exactement comme si elle en percevait l'existence. L'expérimentateur vérifie alors l'efficacité de sa méthode d'aveuglement : il essaie plusieurs techniques qui ne laissent aucune possibilité de préserver un résidu de vision. Les résultats ne varient pas. Arrachement du globe oculaire, cornée brulée au fer rouge, obturation de l'orbite avec un disque de liège après énucléation, ces techniques pour être très cruelles n'en sont pas moins rigoureuses et permettent de mettre en lumière une vérité nouvelle : la chauve-souris n'a pas besoin de ses yeux pour se diriger dans l'espace.

A la suite de cette découverte, Spallanzani émet tout d'abord l'hypothèse que c'est la sensibilité tactile qui oriente la chauve-souris aveuglée dans son vol. Il tente alors de supprimer cette sensibilité en badigeonnant de colle de farine et de sandaraque -résine extraite du thuya utilisée alors pour la fabrication de vernis- la totalité du corps des animaux aveuglés. Rien de celà n'altère la précision du vol des chauves-souris : il semble donc bien que la sensibilité tactile des animaux n'intervienn pas dans la localisation.

Le physiologiste tente ensuite une expérience qui eut pu être décisive mais qu'il était difficile de mener techniquement à la perfection : il bouche les oreilles des chauve souris aveugles ; mais alors même la suppression de l'audition n'est pas totale. Les chiroptères semblent gênés dans leur vol et accrochent parfois les obstacles, il est vrai, mais ils ne sont pas totalement impotents.

Face à ces faits, Spallanzani reste un temps perplexe. Il rapporte l'existence chez la chauve-souris "d'un nouvel organe des sens que nous ne possèdons pas et dont, partant, nous ne pouvons avoir la moindre idée".

Puis, après avoir consulté plusieurs physiologistes de ses amis, il opte pour la THESE AUDITIVE : la chauve-souris "voit par les oreilles". Cette interprétation ne rencontre pas la faveur générale, loin s'en faut. Cuvier la combat vigoureusement et suppose pour sa part que les chauves-souris se dirigent grace à leur membrane alaire très richement innervée : il est à l'origine de la THESE TACTILE qui emporte

alors les suffrages du plus grand nombre, malgré l'évidence apportée par les expériences de Spallanzani. Comme toujours, "La voix de la vérité est bien petite parmi les grandes orgues du mensonge" (J.ROSTAND).

Cette thèse tactile prévaudra jusqu'en 1900. Cette année là, ROLLINAT et TROUESSART vont relancer la thèse auditive en refaisant simplement les expériences de Spallanzani dans la grande salle du marché d'Argenton sur Creuse. Là, ils mettent nettement en évidence le fait que les sensations auditives sont prépondérantes au cours du vol nocturne des chiroptères.

Ce n'est que vingt années plus tard que le physiologiste HARTRIDGE formule l'hypothèse suivant laquelle les chauves-souris émettent des ultrasons : Le son réfléchi en écho serait perçu par l'oreille ; les chauves-souris possèderaient un sonar naturel. Cette même année 1920, GRIFFIN, GALAMBOS et PIERCE vont réaliser enfin les expériences décisives. Ils commencent par renouveler les expériences de Spallanzani avec toutefois une variante : Les murs du laboratoire sont revêtus d'un rembourrage gênant considérablement la réflexion des sons. Dans ces conditions , il arrive aux chauves-souris de heurter les murs.

Puis ils tentent de supprimer l'audition des animaux en leur bouchant les oreilles le plus parfaitement possible : Les résultats montrent que dans ces conditions , les chauves-souris se cognent avec une fréquence trois fois plus élevée que si leur ouïe avait été intacte.Mieux,les ultasons sont recueillis par des microphones et transformés en sons audibles: il devient possible de les étudier. Ici débute l'ère scientifique de l'écholocation,mode de guidage dans l'espace qu'on a longtemps cru l'apanage des seules chauves-souris.

Les chiroptères n'utilisent d'ailleurs pas tous l'écholocation : Quelques mégachiroptères frugivores (roussettes) sont diurnes et ne possèdent pas de sonar. D'autres ne l'utilisent qu'à l'obscurité des cavernes (c'est le cas de *Rousseteus*). Le sonar n'est donc observé que chez les chauves-souris de moeurs nocturnes ou cavernicoles,qui constituent,précisons-le,la plus grande partie des chiroptères.

Le signal de la chauve-souris s'étend sur des fréquences variant de 30.000 à 50.000 Hz, il dure 1/100ème de seconde. L'animal en émet 10/s au repos, 30/s en vol

et 60/s lorsqu'il est excité. Le son produit présente une structure en cliquetis : ce sont les "clicks" des anglo-saxons. La cadence de l'émission s'accélère sous l'influence de l'écho reçu à l'approche d'un obstacle ; l'obstacle franchi, elle redevient normale. Pour que le son émis ne brouille pas l'écho, l'animal émetteur s'assourdit en contractant un muscle de l'oreille, qui devient alors sensible au seul son réfléchi. La portée du sonar des chiroptères est de quatre mètres en moyenne, ce qui constitue un espace sonore somme toute assez restreint si l'on considère la rapidité du vol. Curieusement, on a pu observer une réponse adaptative de la part de certains papillons qui sont la proie habituelle des chauves-souris :

Certaines espèces de ces lépidoptères émettent eux-mêmes des ultra-sons qui viennent brouiller le sonar des chiroptères. D'autres, comme les Noctuelles, possèdent sur le troisième segment thoracique un organe sensible aux ultra-sons dans une bande étendue entre 10 et 200 kHz. L'émission d'ultra-sons entraine sur ces papillons une réponse comportementale immédiate, qui consiste en des changements brusques de trajectoire, loopings ou même chute libre leur permettant dans 90 % des cas d'échapper à la chauve-souris. On observe que seule les espèces de papillons chassés par les chiroptères possèdent ces aptitudes. Ceci constitue un exemple frappant de co-évolution.

II - OISEAUX

Une fois connue l'écholocation chez les chiroptères, il fut beaucoup plus aisé de soupçonner l'existence de ce mode de guidage chaque fois que l'on se trouvait en face d'un animal devant évoluer dans un milieu où la vision était de peu de secours.

*Guacharos:

C'est pendant son voyage d'exploration en Amérique du Sud que le grand explorateur allemand HUMBOLDT (1767-1835) décrivit en 1799 un oiseau cavernicole, le guacharo (en espagnol "celui-qui-se-lamente") dont les cris perçants emplissaient les cavernes qui lui servaient d'abri. Cet oiseau a été étudié par GRIFFIN en 1953.

Le Guacharo (*Steatornis caripensis*) appartient à l'ordre des caprimulgiformes qui comprend aussi les engoulevents. On le trouve en Colombie, au Pérou, Equateur, Vénézuela, Guyane et dans l'Ile de la Trinité.

L'étude attentive de ces oiseaux a pu montrer que les guacharos utilisent l'écholocation, mais exclusivement lorsqu'ils se trouvent dans l'obscurité des cavernes et non plus lorsqu'ils volent à la lumière. Leur cliquetis est émis avec une fréquence de 7.000 Hz, c'est-à-dire entièrement dans l'audible, pendant 10^{-3} s avec un intervalle de 2,6 s. Les *Steatornis* semblent constituer la seule espèce d'oiseaux du nouveau monde à possèder un système de repérage acoustique.

*Salanganes:

Dans toute la région Indo-Pacifique, y compris la Chine, vivent des oiseaux appartenant à l'ordre des apodiformes -dans lequel sont inclus aussi les martinets- que l'on désigne sous le nom générique de salanganes. Ils construisent un nid composé d'algues et de salive, que les asiatiques récoltent à des fins culinaires, car les "nids d'hirondelles" sont considérés comme l'un des meilleurs plats du monde. Parmi les salanganes (genre *Collocalia*), quelques espèces cavernicoles utilisent l'écholocation selon les mêmes modalités que les guacharos. C'est le cas de *Collocalia brevirostris et fuciphaga* ; par contre, *C. esculenta* n'utilise pas la localisation acoustique. Les salanganes émettent leurs cliquetis à une fréquence de 4.000 à 5.000 Hz, cinq à dix fois par seconde.

*Manchots:

POULTER et coll, du biological Sonar Laboratory (Stanford research Institute) ont démontré en 1963 l'existence d'un sonar chez le manchot de HUMBOLDT (*Spheniscus humboldti* -ordre des impennes). Il est probable que tous les impennes utilisent l'écholocation pour se diriger, ainsi d'ailleurs que les alciformes (pingouins).

En effet, ces animaux piscivores sont placés dans des conditions assez semblables à celles que rencontrent les dauphins, hormis leur caractère amphibie ; rien d'étonnant dès lors qu'il existe une convergence dans leur mode d'adaptation du milieu. Le signal sonar du manchot de HUMBOLDT s'étend sur une large bande, puisqu'il varie de 650 Hz à 50.000 Hz, avec des séries de 66 cliquetis par seconde.

*Chouettes:

R. PAYNE, en 1961, a mentionné la possibilité d'orientation acoustique de la chouette effraie (*Tyto alba* - ordre des *strygiformes*) pour la recherche nocturne de ses proies.

Une étude complète des *strygiformes* reste à entreprendre en ce qui concerne l'écholocalisation. Mais la structure très élaborée de l'œil de ces oiseaux permet d'admettre la large prédominance de l'espace visuel.

III - MAMMIFERES MARINS

L'utilisation de l'écholocation par des animaux marins a été fortement suspectée dès l'invention du sonar par l'homme, c'est-à-dire durant la guerre de 1939-45. En effet quelques fausses alertes ont été enregistrées sur les appareils de navires de guerre qui, se croyant en présence de sous-marins, recevaient en réalité l'émission de troupeaux de cétacés navigant à proximité.

Le premier article traitant de la question semble être celui de KELLOG, NORRIS et KOHLER paru en 1953 dans la revue Science, qui sous le titre "porpoise sounds as sonar signal" s'intéressait à l'émission acoustique du marsouin. Depuis, de nombreuses publications sont parues dans le monde entier. Malgré tout l'existence du sonar chez les cétacés semble n'avoir pas été immédiatement reconnue par tous, car P.P. GRASSE en 1965 n'en parle encore que comme d'une simple hypothèse.

*Pinnipèdes:

En 1963 parait un article de POULTER (Sonar signals of the sea lion), qui montre l'existence d'un sonar chez le lion de mer de Californie (*Zalophus californianus*). SCHUSTERMANN étudie ce sonar en 1966.

Il montre dans ses travaux que le lion de mer est doué d'une assez bonne vue, qui lui permet au moins de reconnaitre différentes formes géométriques. De même, il découvre que le sonar du phoque possède des qualités comparables à celles du marsouin, notamment en ce qui concerne sa précision. Enfin, il met en évidence le fait

que le lion de mer ne se sert de son sonar que lorsqu'il rencontre des conditions de vision défavorable, c'est-à-dire en eau trouble, la nuit et sous la banquise.

On peut vraisemblablement penser que la majorité des espèces de pinnipèdes possèdent un sonar. Les études concernant plusieurs phoques autres que le lion de mer en ont d'ores et déjà montré l'existence. Ainsi, le phoque de WEDDEL (*Leptonychotes weddeli*), le meilleur plongeur parmi les pinnipèdes, se sert de son sonar lorsqu'il pénètre très loin sous la banquise pour échapper à l'orque, son prédateur, qui ne s'y aventure pas faute de pouvoir faire surface pour respirer. Le phoque, lui, repère des trous dans la banquise qu'il entretient avec ses dents et vient régulièrement y reprendre son souffle.

L'émission ultrasonore d'un phoque est en moyenne de 64 kHz avec des cliquetis apparaissant jusqu'à 110 fois par seconde.

*Cétacés:

L'écholocation a fait l'objet de recherches approfondies chez les petits cétacés (dauphins et marsouins). Chez les baleines, animaux incomparablement plus difficiles à étudier compte tenu de leur taille gigantesque et de leur difficulté d'approche, l'étude n'a permis de recueillir que relativement peu de renseignements jusqu'à ce jour.

Les pages suivantes du présent travail seront entièrement consacrées aux cétacés. La démonstration définitive de l'existence du sonar chez ceux-ci est due à NORRIS (USA) en 1961.

IV - HOMME

De façon très anecdotique et afin d'être complet, il faut mentionner l'existence reconnue d'une forme rudimentaire d'écholocation chez certains sujets aveugles. Dès 1749, DIDEROT publiait un commentaire sur le phénomène. Des expériences ont été conduites par de nombreux spécialistes du sonar animal : la preuve a ainsi pu être apportée que des humains aveugles, émettant un signal sonore -soit un sifflement, soit un claquement de langue- pouvaient reconnaitre la forme géométrique d'objets situés à deux mètres environ. Les sons utilisés approchent semble-t-il la gamme ultrasonore (15.000 Hz et plus). Dans ce cas, la définition serait d'environ 30 mm.

Toutefois la qualité du sonar humain reste sans comparaison possible avec celle du sonar d'un chiroptère ou d'un dauphin, qui sont de véritables appareils de précision dotant ces animaux d'un espace sonore fonctionnel.

La notion d'écholocation, tout d'abord rejetée comme c'est fréquemment le cas, hélas! au nom d'idées reçues, a donc été longue à s'imposer.

Actuellement, chaque année voit sa moisson de rapports sur ce mode de guidage chez de nouvelles espèces. Malgré celà, le grand public reste très peu averti en ce domaine car les ouvrages de vulgarisation sont rares et presque tous publiés en langue anglaise.

* * * * * *

PREMIERE PARTIE

LES CETACES : Etude zoologique

GENERALITES

Il est toujours surprenant de constater qu'un grand nombre de non-biologistes, et même s'il s'agit de scientifiques, classent tout naturellement les cétacés avec les poissons. C'est pourtant porter gravement injure à ces mammifères que de leur supposer une parenté directe avec les sardines à l'huile et les harengs saurs. En effet, les cétacés sont des mammifères extraordinairement adaptés à la vie aquatique. Il n'est pas un domaine de leur physiologie ni même de leur morphologie qui ne soit profondément modifié dans le sens de cette adaptation, si ce n'est peut être leur mode de respiration qui rappelle celui de leurs ancêtres terrestres: Car il est peu niable que les cétacés soient issus d'animaux vivant sur la terre : leurs membres sont bien ceux de tétrapodes, mais modifiés à tel point que la ceinture pelvienne n'est que vestigiale et que le membre antérieur est transformé en battoir. On y retrouve cependant les mêmes éléments squelettiques que chez les autres mammifères. Les études paléontologiques ont d'ailleurs montré que les cétacés fossiles présentaient des caractères beaucoup plus marqués d'animaux terrestres : les premiers d'entre eux, formant le groupe des archéocètes, que l'on trouve à l'ère tertiaire à partir de l'éocène (lutécien inférieur d'Egypte) possèdent une colonne cervicale non rigide, une denture hétérodonte avec en particulier trois denticules sur PM_4 et M_1, M_2, M_3 de la machoire supérieure, évoquant nettement celle des carnivores créodontes (Fig.1)

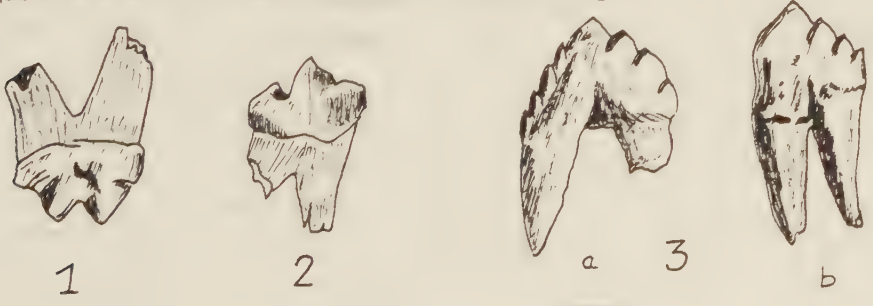


FIG.1:Comparaison entre des molaires d'archéocètes et de créodontes
1:Proviverra grangeri-Créodonte,f.des hyénodontidés.Eocène moyen,USA:M3
2:Quercytherium tenebrosum-Créodonte,hyénodontidé.Eocène sup.,France:M1
3:Dorudon stromeri-Archéocète,Eocène moyen d'Egypte.a:PM4.b:M4.

Le squelette céphalique des archéocètes est peu modifié et rappelle celui des mammifères terrestres.

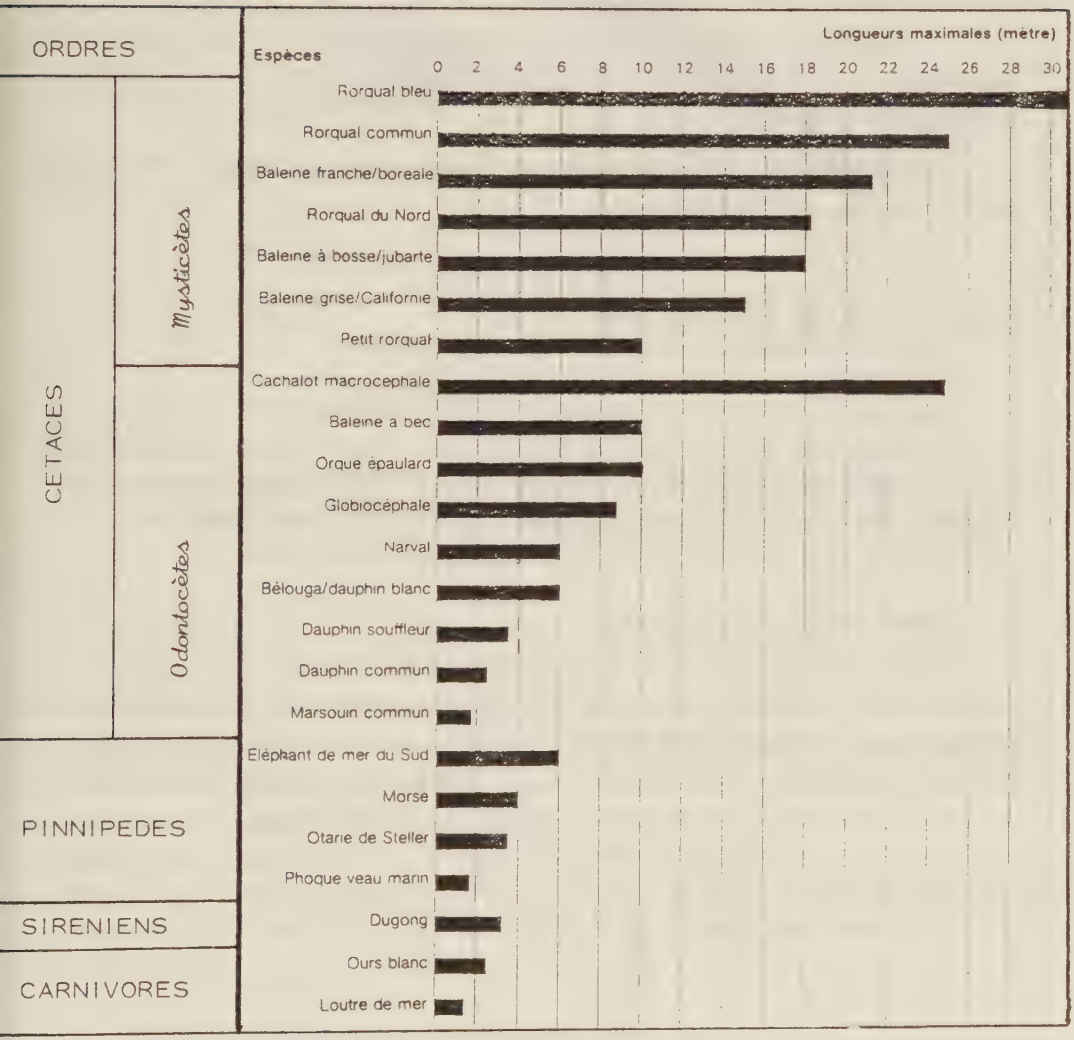
Comme tous les mammifères, les cétacés allaitent leurs petits, sont homéothermes et possèdent un système pileux, encore que celui-ci soit réduit à sa plus simple expression : quelques pili sensoriels isolés n'existant souvent que chez le fœtus.

Ces animaux fascinants ont été et sont encore à l'origine de certaines légendes, parfois nées d'hypothèses de quelques scientifiques reprises et déformées par les journalistes -c'est le cas du mythe du dauphin supérieurement intelligent-, parfois des récits inquiétants des anciens baleiniers, qui représentaient le cachalot comme un naufrageur ou l'orque comme un tueur sanguinaire : de Jonas à Moby Dick, la "baleine" a nourri bien des phantasmes.

Les cétacés, outre les archéocètes tous fossiles, peuvent être divisés en deux grands groupes :

- les odontocètes ou cétacés à dents, qui comprennent entre autres les dauphins, marsouins et cachalots.
- les mysticètes ou cétacés à fanons, qui sont les "baleines" proprement dites, c'est-à-dire en fait les baleines et les baléinoptères.

TAILLES COMPAREES de QUELQUES MAMMIFERES MARINS



I - SYSTEMATIQUE

Ce chapitre est destiné à présenter rapidement les espèces dont le nom sera fréquemment évoqué par la suite. A cette occasion la répartition géographique sera brièvement précisée.

L'ordre des cétacés compte à ce jour 2 sous-ordres, 39 genres, 76 espèces, et 7 à 9 familles selon les auteurs.

A - Sous-ordre des ODONTOCETES

(du grec *odontos*, la dent et du latin *cetus*, baleine)

Les odontocètes sont donc par définition des cétacés pourvus de dents. Le nombre de ces dents est très variable, de 2 à 260 selon les espèces. Le massif facial est toujours asymétrique, quoiqu'à des degrés divers. Les nerfs olfactifs des espèces actuelles sont totalement absents ainsi que le périnée chez les femelles.

FAMILLE des PLATANISTIDES

Chez ces curieux dauphins d'eau douce primitifs, au museau long et étroit, aux courtes nageoires et aux vertèbres cervicales non soudées laissant persister un cou vestigial - fait unique chez des cétacés non fossiles-, on distingue quatre genres et quatre espèces, très rares. L'espèce la plus intéressante est sans doute le plataniste du Gange (*Platanista gangetica*) (fig.2) qui se déplace par troupeaux d'une dizaine d'individus dans les bassins du Gange, de l'Indus ou du Brahmapoutre aux eaux boueuses ; dans ce milieu opaque, la vision ne lui est d'aucun secours. Il ne possède d'ailleurs pas de cristallin.

FIG.2:Platanista gangetica

Une autre espèce de platanistidés est le Lipote (*Lipotes vexillifer*) du Yang-tsé-Kiang et du lac Tovng-Ting ; l'Inie amazonienne (*Inia geoffrensis*) et le dauphin de la Plata (*Pontoporia blainvillei*) du Brésil, Uruguay et Argentine complètent la liste.

FAMILLE des DELPHINIDES

Cette importante famille comprenant 16 genres et maintenant 36 espèces, depuis la découverte en 1980 du dauphin des Caraïbes (*Sotalia guinensis - gewalt et wolfgang*) est formée d'espèces carnassières et ichtyophages, cosmopolites, aux dents très nombreuses, aux deux premières vertèbres cervicales libres et aux mœurs très grégaires.

Dans cette famille TOMILINE range également les Marsouins (genre *phocaena*) pour lesquels d'autres ont créé la famille des phocoenidés, ainsi que le narval et le bélouga qui sont parfois classés à part dans la famille des delphinaptéridés ou des monodontidés.

Bien qu'il reste un des premiers cétologistes mondiaux, Tomiline semble manquer de discernement dans sa classification, qui ne sera pas adoptée ici.

Seules les espèces les plus étudiées seront mentionnées dans ces pages.

• TURSION : (*Tursiops truncatus*)

Le grand dauphin souffleur ou tursion (fig.3) atteint 3,6 m. Il est la vedette de beaucoup d'aquariums marins et à ce titre le mieux connu du grand public. Il est cosmopolite.

FIG.3:Tursiops truncatus

• DAUPHIN COMMUN : (*Delphinus delphis*) ou dauphin des anciens, c'est celui dont parle PLINE dans son histoire naturelle, en soulignant l'amitié qui semble le lier à l'homme. Ce dauphin cosmopolite de petite taille (moins de 2,50 m) est connu pour suivre fréquemment les bateaux. (fig. 3bis)

FIG.3bis:Delphinus delphis (d'après DUGUY et ROBINEAU)

• DAUPHIN RAYE : (*Stenella coeruleoalba*) (fig. 4)

Cette espèce cosmopolite a été également très étudiée. Dans le genre *Stenella*, le front (dit "melon") vient coiffer le bec qui semble moins prohéminent que chez *Delphinus*.

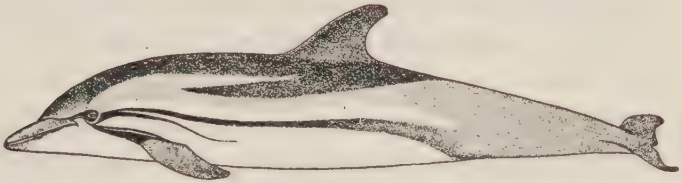


FIG.4:Stenella coeruleoalba (d'après DUGUY et ROBINEAU)

• DAUPHIN a DENTS RIDEES ou Steno Rostré : (*Steno bredanensis*) (Fig.5)

Ce dauphin a suscité l'intérêt particulier des bioacousticiens par le fait qu'il est capable d'émettre des ultrasons jusqu'à des fréquences proches de 350.000 Hz. Il atteint 2,4 m et est cosmopolite. C'est un animal de haute mer qui semble se cantonner dans les courants tièdes. Avec le genre *Sotalia*, il forme une famille de dauphins à caractères archaïques.

FIG.5:Steno bredanensis

Parmi les dauphins proprement dits, citons encore le dauphin rotateur (*Stenella longirostris*) qui effectue des sauts acrobatiques qui lui ont valu son nom, les agenorhynques (genre *Lagenorhynchus*) et les genres *Lissodelphis*, *Lagenodelphis* et *Grampus*, dont le dauphin de Risso (*Grampus griseus*).

Enfin, il existe deux espèces de dauphins (au sens strict) d'eau douce, la Sotalie Amazonienne (*Sotalia fluviatilis*) et le dauphin blanc de Chine (*Sotalia sinensis*) tous deux fluviatiles.

Un dernier dauphin pélagique, le dauphin de Commerson (fig.6) (*Cephalorhynchus commersonii*) de petite taille habite l'Atlantique Sud (détroit de Magellan, Iles Falkland Iles Kerguelen.)

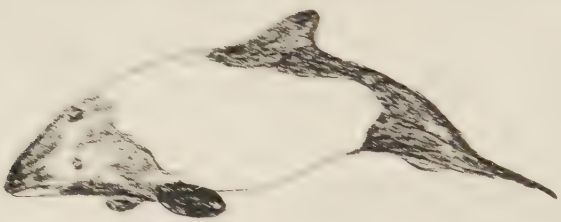


Fig.6: Cephalorhynchus commersonii

• ORQUE : (*Orcinus orca* - en latin, *Orcinus*: qui porte la mort) (fig.7)

L'orque ou épaulard ou baleine tueuse, jouit d'une déplorable réputation partiellement injustifiée. Certes, cet animal magnifique qui peut atteindre une dizaine de mètres de longueur, avec une nageoire dorsale de 1,80m, est un redoutable prédateur : dans l'estomac d'un orque on peut retrouver communément les restes de vingt phoques. Certes il est vrai que les phoques sont une proie de choix pour l'épaulard, et que celui-ci n'hésite pas à donner de furieux coups de tête sur les morceaux de banquise sur lesquels se reposent les pinnipèdes, afin de les jeter à l'eau pour les capturer.

Il n'est pas moins vrai que si d'aventure l'orque rencontre un ours blanc dans l'eau -l'ours polaire passe la moitié de sa vie à chasser les phoques sur leur propre

"terrain", la mer-, il ne dédaigne pas toujours d'en faire son repas. Il faut avouer aussi qu'il est arrivé à un scientifique en mission au pôle d'être pris pour un phoque alors qu'il travaillait sur un fragment de banquise flottant, et qu'il est sans doute heureux qu'il ait pu sauter sur la terre ferme avant que les orques ne le jettent à l'eau. On rapporte aussi que lorsqu'un troupeau d'orquesrencontre une jeune baleine, la technique de chasse en meute des orques lui laisse peu de chances de survie : certains s'accrochent au ventre, d'autres ouvrent de force la bouche immense et dévorent la langue "in situ". Enfin quelques exemples sont connus d'attaques de voiliers par des orques en haute mer, aboutissant parfois à la destruction du bateau par ouvertures de voies d'eaux importantes ; mais aucun cas ne semble cité d'attaque directe d'un être humain dans l'eau.

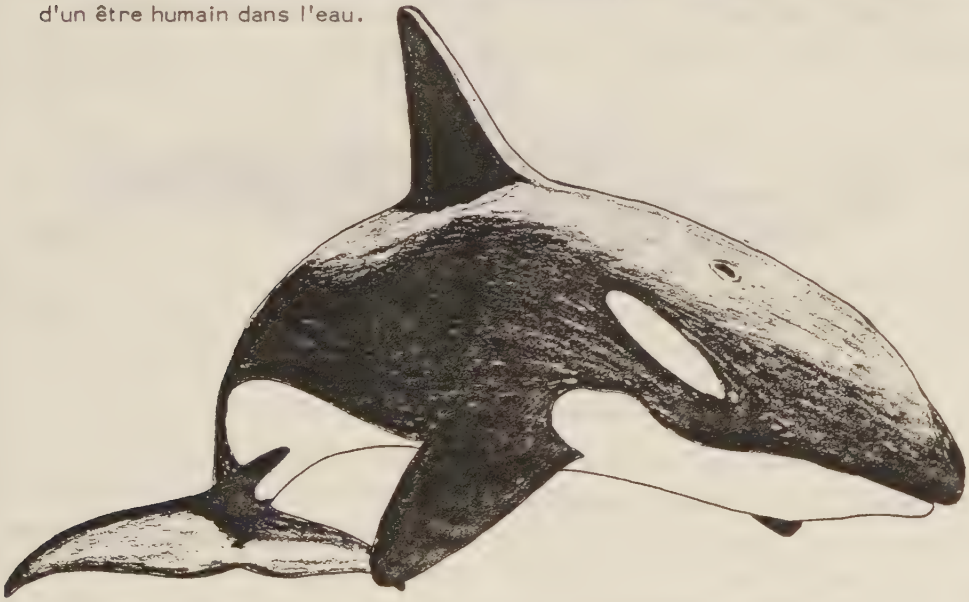


FIG.7:Orcinus orca

En fin de compte, il semble aujourd'hui erroné de considérer l'orque comme le plus dangereux habitant de toutes les mers. S'il est vrai qu'il est potentiellement plus dangereux que les plus gros requins, parce que son intelligence est infiniment supérieure, les études en captivité et même en mer (COUSTEAU) ont révélé que l'épaulard pouvait être un animal d'une extraordinaire douceur.

• PSEUDORQUE : *(Pseudorca crassidens)* (fig.8)

Malgré son nom, cet animal ne ressemble que d'assez loin à l'orque, car il est entièrement noir et évoquerait plutôt le globicéphale quand à sa ligne générale. Seules ses dents et sa nageoire dorsale rappellent celles de l'épaulard. Le pseudorque habit les mers tièdes et tempérées, est strictement piscivore et ne dépasse pas 5,50m de longueur.

Signalons aussi une espèce dite ORQUE NAINE *(Feresa attenuata)* de moins de 2,40m , qui fréquente les mers chaudes.

FIG.8:Pseudorca crassidens

• GLOBICEPHALE : *(Globicephala melaena)* (fig. 9)

Ce cétacé de 7 mètres en moyenne, le mâle étant beaucoup plus long que la femelle, est très caractéristique avec sa couleur noire, son grand aileron dorsal plus trappu que celui de l'orque et son front bombé en globe qui a donné son nom à l'espèce. Les globicéphales vivent en troupeaux atteignant plusieurs centaines d'individus. Ils habitent les eaux tempérées mais migrent vers l'Arctique en été. La machoire compte jusqu'à 48 dents.

FIG.9:Globicephala melaena

Pour les deux espèces suivantes que TOMILINE range parmi les delphinidés, (le Narval et le Belouga) d'autres zoologistes ont créé la famille des delphinaptéridés et d'autres encore celle des monodontidés. Il semble qu'au moins la dentition très spécialisée du Narval imposerait de le ranger dans une famille à part.

FAMILLE des DELPHINAPTERIDES :

• BELOUGA : (*Delphinapterus Leucas*) (Fig. 10)

Comme le globicéphale, cette espèce est grégaire et forme des troupeaux de centaines d'individus. Le Bélouga, seul cétacé entièrement blanc, atteint six mètres. La machoire porte 40 dents.

Le bélouga vit dans les mers glaciales arctiques et se nourrit presque exclusivement de morue. Il s'écarte parfois de ses latitudes habituelles, et l'un deux a ainsi remonté le Rhin sur une distance de 400 km en 1966.

Il ne faut pas confondre le bélouga avec le grand esturgeon blanc de la Caspienne (*Accipenser sturio*) ou bélouga ("blanc" en russe), qui a donné son nom à un caviar.

FIG. 10: Delphinapterus leucas

FAMILLE DES MONODONTIDES :

• NARVAL (*Monodon monoceros*) (Fig. 11)

Le Narval ou licorne de mer est un cétacé d'allure tout à fait particulière du fait du développement démesuré (2,80 m) en spirale de la dent gauche la plus antérieure (on ne peut pas ici parler d'incisive compte tenu du caractère indifférencié de la denture des cétacés). A l'heure actuelle on considère plutôt comme un attribut sexuel cette "corne" car seul le mâle en est pourvu.

Au moyen-âge, la découverte de dents de narvals échoués a puissamment contribué à l'entretien de la légende de la licorne, et on a longtemps attribué diverses vertus médicinales à cette "corne", même après que son origine véritable soit connue de tous.

Le narval atteint 6 mètres de long, dent non comprise, et est strictement cantonné dans les régions arctiques.

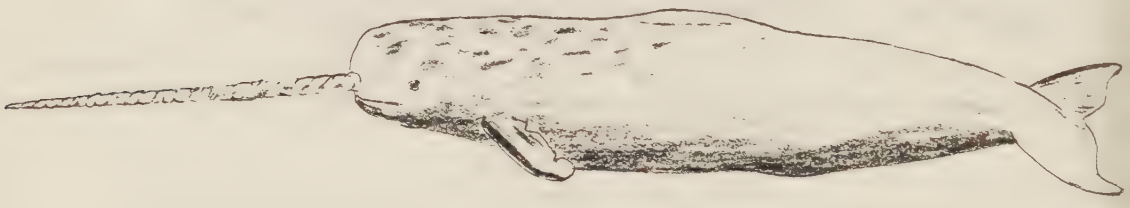


FIG. 11: Monodon monoceros

FAMILLE des PHOCOENIDES

Se basant sur leurs particularités anatomiques, par rapport aux delphinidés, c'est-à-dire leur petite taille -moins de deux mètres-, leur museau très court et leur nageoire dorsale peu développée, la plupart des zoologistes rangent les marsouins dans la famille des phocoenidés, qui comprendrait trois genres : *Phocoena*, *Neophocoena* et *Phocoenoides*, et six espèces dont la principale :

• le MARSOUIN COMMUN : (*Phocoena phocoena*) (Fig.12)

Hôte de l'Atlantique et du Pacifique, porte jusqu'à 110 dents et ne dépasse pas 1,80m. Ce marsouin est rencontré fréquemment dans les ports de France, et remonte les fleuves : autrefois il était commun à Bordeaux et Rouen, et on l'a rencontré jusqu'à Paris à l'époque où les écluses n'empêchaient pas sa remontée. Le marsouin a été le premier cétacé chez lequel l'existence d'un Sonar ait été soupçonnée.

FIG.12:Phocoena phocoena (d'après DUGUY et ROBINEAU)

FAMILLE des PHYSETERIDES

Cette famille comprend deux genres et trois espèces caractérisées par une tête énorme (le tiers de la longueur totale du corps) et une mandibule très étroite portant seule des dents, au nombre de 40 à 54.

• CACHALOT : (*Physeter catodon = macrocephalus : physeter* = en grec "celui qui souffle") (Fig.13)

Le grand cachalot macrocéphale est, suivant un avis personnel, de tous les mammifères du monde celui dont l'étude est la plus passionnante, de par son extraordinaire adaptation à la plongée profonde et ses particularités anatomiques, physiologiques et comportementales uniques dans le monde animal ; il atteint la taille de 25m pour le mâle, de 18m pour la femelle et peut peser 120 tonnes. Il est grégaire et vit en troupeau de 20 à 100 individus.

Le cachalot possède un évent orienté à gauche et vers l'avant, ce qui lui confère un souffle oblique à 45° caractéristique. Sa tête contient une substance huileuse très recherchée, le spermaceti ou blanc de baleine, riche en cérides, en relation avec l'écholocation.

Le cachalot mâle est à peu près cosmopolite, mais les femelles semblent limitées par l'isotherme de 20° C avec des écarts jusqu'à 17° C pour répondre aux besoins calorifiques des jeunes.

Le cachalot est un plongeur remarquable, capable semble-t-il d'atteindre des profondeurs voisines de 2 000 mètres (BERZINE) pendant 90 minutes.

Pendant ses plongées abyssales, dans l'obscurité totale et soumis à de gigantesques pressions, le cachalot chasse ses proies favorites, les calmars de toutes espèces.

Parmi les proies du cachalot, il en est une qui a suscité l'intérêt tout particulier du grand public, frappé par les écrits de vulgarisateurs un peu trop schématiques qui tendaient à faire croire qu'elle constituait le seul et unique menu du grand cétacé : il s'agit des calmars géants *Architeuthis princeps* et *Architeuthis harveyi* ; la première espèce fut observée officiellement pour la première fois par le capitaine BOUYER, commandant de l'aviso ALECTON, le 17 novembre 1861. Mais depuis bien longtemps les marins en avaient rapporté l'existence dans des récits que l'on croyait légendaires. H. MELVILLE le mentionne dans Moby Dick (1851). Le plus grand spécimen répertorié s'est échoué à Thimble Tickle (Terre Neuve) le 2 décembre 1878. Il mesurait presque 17 mètres, tentacules comprises ; de sérieux indices permettent de supposer qu'il existe des individus beaucoup plus gros. Les combats entre le cachalot et l'*Architeuthis* sont très rarement observés par l'homme. Le cachalot ne sort d'ailleurs pas toujours vainqueur du combat. Mais si le cétacé ne néglige pas de faire du calmar géant sa proie, il faut cependant mentionner qu'il ne constitue pas forcément son ordinaire : au moins 21 espèces de calmars sont connues pour être chassés par les cétacés teuthophages ; mais aussi 9 espèces de poulpes, au moins 50 espèces de poissons, et beaucoup d'animaux voire d'objets hétéroclites avalés involontairement.

Très exceptionnellement le cachalot a pu se révéler mangeur d'hommes, mais il s'agissait de baleiniers qui attentaient à sa vie. Contrairement à ce qu'affirme la légende, aucun homme n'est jamais sorti vivant de cette expérience.

Légendes également, les récits dépeignant le cachalot comme un animal belliqueux attaquant parfois spontanément les navires. La vérité est que le cachalot attaqué peut montrer un comportement agressif potentiellement dangereux pour une petite embarcation. En particulier les mâles dominants, lorsque le troupeau est menacé, chargent l'ennemi la tête hors de l'eau et les machoires grandes ouvertes : Les baleiniers mettent à profit ce comportement pour harponner ces grands mâles qui viennent littéralement, dans leur furie aveugle, au-devant du canon-harpon.

Ceci mentionné, les cas de collisions entre cachalots et navires semblent le plus souvent à rapporter à des causes accidentelles : animaux endormis à la surface de l'eau ou harponnés ayant perdu l'usage de leur sonar. Il demeure évident que volontaire ou non, la collision avec un cachalot peut être la cause d'avaries importantes; en 1820, "l'ESSEX", un baleinier américain, heurta fortuitement un cachalot qui se retourna contre lui et ouvrit une importante voie d'eau au flanc du navire, qui coula immédiatement !

Pour décrire plus complètement le cachalot, il faudrait lui consacrer un épais volume, là n'est pas le propos du présent travail. Pourtant les monographies consacrées à cet animal sont très rares ; la plus complète - encore que ne comportant pas l'étude de l'appareil circulatoire - semble être celle de BERZINE : the Sperm Whale (Israel program for scientific translations - Jérusalem).

• CACHALOTS PYGMEES : (*Kogia breviceps* et *Kogia simus*)

Comme le grand cachalot, les *Kogia* possèdent une mandibule étroite et un évent disposé vers l'avant et à gauche. La forme générale est plus trappue que celle du cachalot. La mandibule porte 15 paires de dents et la machoire supérieure deux paires.

Les cachalots pygmées sont rares ; leur taille ne dépasse pas trois mètres et ils se limitent aux zones tièdes des océans mondiaux. Leur biologie est très mal connue.

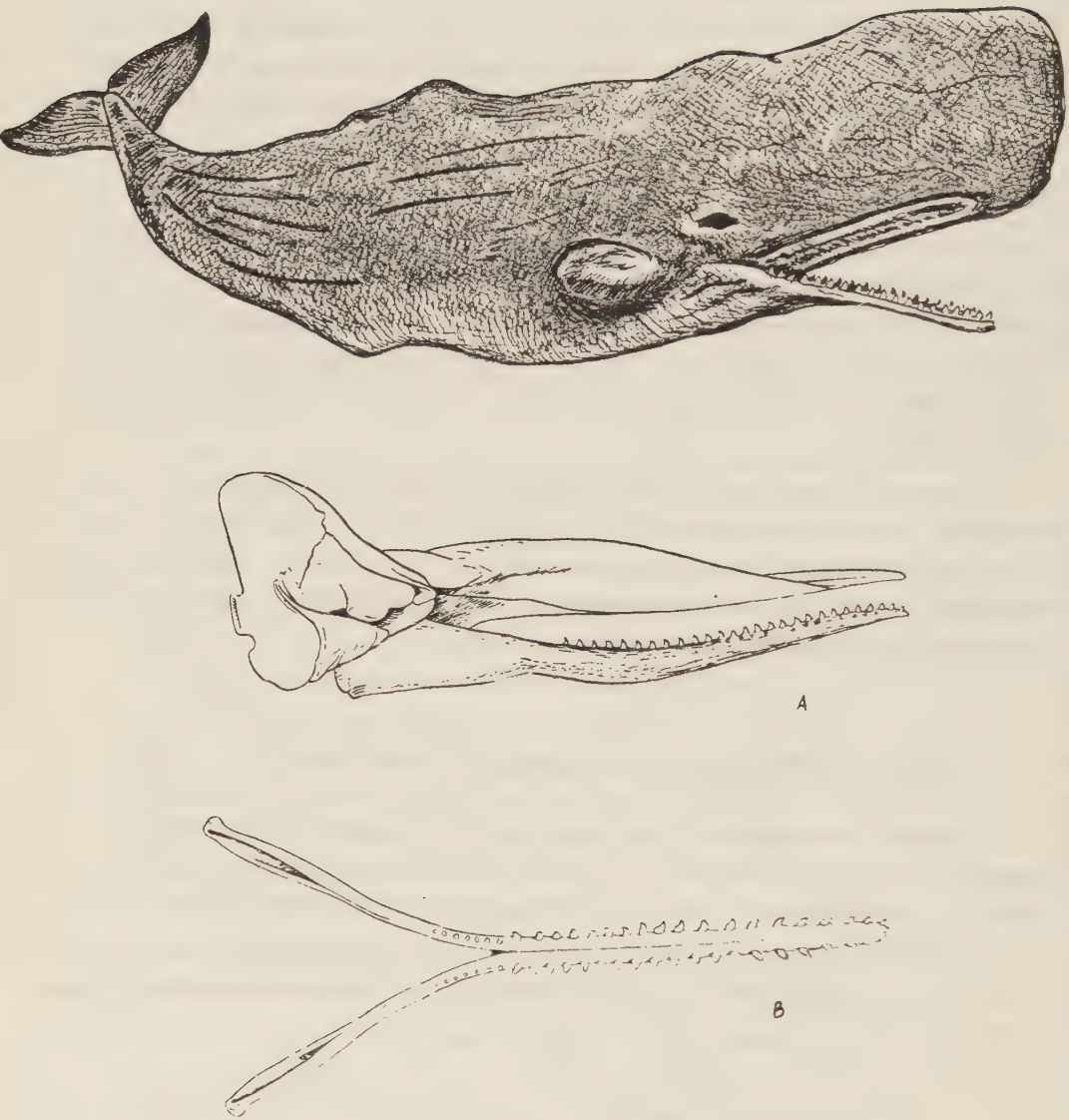


FIG. 13: Physeter catodon (=macrocephalus)

A: Squelette cephalique; B: mandibule

FAMILLE des ZIPHIIDES

Cette dernière famille de cétacés à dents est aussi la moins bien connue. Ses 16 espèces sont réparties en 5 genres : *Berardius*, *Hyperoodon*, *Ziphius*, *Mesoplon* et *Tasmacetus*.

Les Ziphiidés sont caractérisés par la présence de 2 à 4 sillons sous la gorge et une denture réduite : 1 à 2 paires de dents uniquement sur la mandibule (sauf pour *Tasmacetus* qui en porte 19 paires sur la machoire supérieure et 27 en moyenne sur la mandibule). On les appelle communément "baleines à bec", ce qui est impropre, le terme de baleine devant être réservé aux seuls mysticètes.

Les Ziphiidés comptent parmi eux des plongeurs peut être plus doués que le cachalot lui même. Ils sont également teuthophages.

• HYPEROODONS : (*Hyperoodon planifrons et ampullatus*) (fig.14)

Les hyperoodons atteignent la longueur de 10 mètres pour les adultes. *H. ampullatus* se limite à l'atlantique nord alors que *H. planifrons* se rencontre aussi bien dans le Pacifique ou l'océan Indien que dans l'Atlantique.

Le front bombé des hyperoodons contient du spermaceti. Ils se déplacent en groupe de 4 à 12 individus. Une de leurs particularités comportementales est de ne jamais abandonner un des leurs en difficulté.

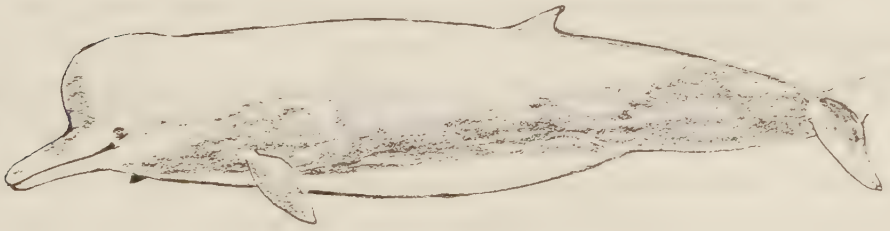


FIG. 14: Hyperoodon planifrons

Un hyperoodon peut plonger durant deux heures au maximum. Il atteint au moins la même profondeur que le cachalot.

• ZIPHIUS de CUVIER: (*Ziphius cavirostris*)

Cette espèce cosmopolite se distingue des autres ziphiidés par son rostre plus épais masquant le bec. Elle est connue pour effectuer de longues migrations et vient parfois s'échouer sur nos côtes. Elle peut atteindre huit mètres mais ne dépasse que rarement sept mètres.

FIG.15:Mesoplon gervaisi:squelette cephalique

• MESOPLONS : (*Mesoplon s.p.*) (fig.15).

Le genre mésoplon regroupe 12 espèces dont certaines de découverte très récente (1963 pour *M. carlhubbsi*).

Les mésoplons possèdent une seule paire de dents qui apparaissent à l'extérieur lorsque la bouche est fermée.

Ce sont des animaux encore très mal connus et les articles les concernant abordent surtout des problèmes de taxonomie ou de répartition.

Les différentes espèces se partagent les océans mondiaux, exclusivement en zones tièdes et tempérées. Leur taille moyenne est de six mètres.

• BERARDIES : *(Berardius bairdi et arnouxi)*

Les publications concernant ces très rares ziphiidés sont exceptionnelles. La première espèce est australe, l'autre boréale. Les bérardies se caractérisent par leurs dents encastrées dans des alvéoles cartilagineuses ; les adultes atteignent la longueur de 11 mètres.

B- Sous-ordre des MYSTICETES

Les mysticètes constituent le grand groupe des cétacés à fanons, c'est-à-dire des baleines proprement dites.

Ils se répartissent en trois familles, six genres et dix espèces, presque toutes gravement menacées d'extinction à la suite des ravages inconsidérés exercés par les baleiniers. Contrairement aux odontocètes, l'évent des mysticètes s'ouvre en une double cavité, ce qui donne aux baleines franches leur double souffle caractéristique.

La répartition des mysticètes est tributaire de celle du "krill", zooplancton qui constitue la nourriture essentielle de ces cétacés. Le krill est constitué d'une cinquantaine d'espèces de crevettes, dont la plus connue est *Euphausia superba*. Mais de petits poissons constituent parfois la proie principale des mysticètes ("baleines à harengs") dans certaines zones.

FAMILLE des BALENIDES

Cette famille comprend les baleines telles que les représentent l'imagerie populaire. Autrefois largement répandus, les balénidés sont aujourd'hui si rares, malgré l'interdiction théorique de leur chasse, que même les bonnes photographies sont difficiles à trouver.

Les baleines franches étaient des proies faciles pour les baleiniers : leur vitesse moyenne, lente, est de 2 à 5 nœuds bien qu'elles puissent atteindre 10 nœuds lorsqu'elles sont pourchassées. (Filer dix nœuds correspond à une vitesse de 18,5 km/h). Elles sont peu belliqueuses et flottent après leur mort contrairement aux balénoptères.

Les premiers européens qui donnèrent la chasse à la baleine franche furent les basques : car cet animal était jadis très abondant en particulier dans la baie de Biscaye.

On retrouve à partir du IXème siècle la mention d'échouages dont les basques tiraient parti. Puis, petit à petit, ils mirent au point des techniques de pêche de plus en plus élaborées, si bien que dès le XIXème siècle on ne trouvait plus de balénidés sur nos côtes : la "baleine des basques" avait disparu de ces eaux peu hospitalières pour se retrancher dans des mers moins fréquentées, la zone arctique en particulier. Mais les baleiniers l'y poursuivirent et trouvèrent même sur place une espèce voisine, la baleine franche du Groenland : elle fut si bien chassée que l'on a bien cru l'espèce éteinte au début du XXème siècle.

Les baleines franches (ainsi d'ailleurs que les baleines grises et les baleines à bosse)portent fréquemment sur le corps des crustacés ectoparasites, les balanes, probablement ainsi dénommées en hommage à leur hôte gigantesque, et qui les constellent de taches blanches d'aspect rugueux.

Les balénidés, qui comptent trois espèces, se caractérisent par un ventre entièrement lisse ; ils portent des fanons très longs : 230 à 450 lames, frangés sur les bords, d'une hauteur dépassant 4 m. La bouche porte des lèvres épaisses et mobiles qui facilitent l'ingestion du plancton.

• BALEINE FRANCHE du GROENLAND: (*Balaena mysticetus*) (fig.16)

Cette baleine peut atteindre 21 mètres ; la taille de la tête représente le 1/3 de celle du corps. Elle vit parmi les glaces dans les mers arctiques et effectue de courtes migrations en relation avec la fonte estivale. Contrairement à ce que l'on a pu craindre, l'espèce n'est pas totalement éteinte ; elle est rarissime, mais a fait l'objet d'études récentes par les canadiens.

• BALEINE FRANCHE NOIRE : (*Eubalaena glacialis*)

Cette espèce se distingue de la précédente par une tête plus courte (1/4 de la longueur du corps) et une distribution plus large : on décrit au moins deux sous-espèces l'une boréale -c'est la baleine de Biscaye, ou baleine des basques- (*E. glacialis glacialis*), et l'autre australe (*E. glacialis australis*). Elle mesure jusqu'à 21 mètres et porte des fanons plus courts que ceux de la baleine du Groenland : 2,6 m en moyenne. On la rencontre encore, quoique rarement, dans les zones tempérées de l'océan mondial.

• BALEINE FRANCHE PYGMEE :(*Caperea marginata*)

Cette petite espèce ne dépasse pas 6,50 mètres. Les fanons sont blanchâtres contrairement à ceux, noirs, des autres balénidés. Elle vit dans les eaux tempérées de l'hémisphère Sud et est la seule baleine franche à possèder une petite nageoire dorsale.

Elle est si rare qu'on ne l'a jamais étudiée de près dans son milieu naturel : elle est connue des zoologistes par les seuls échouages.

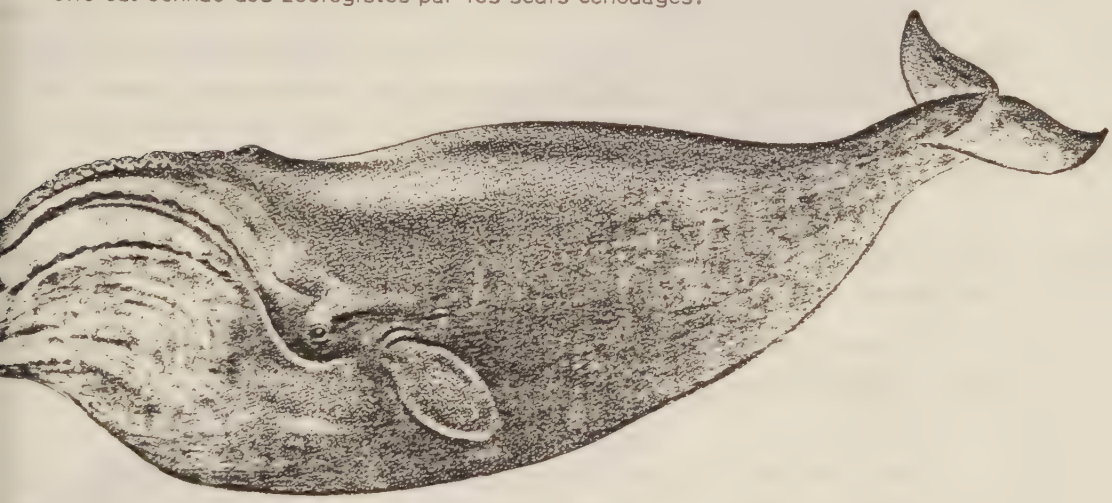


FIG.16:Balaena mysticetus

FAMILLE des BALENOPTERIDES

Cette famille, de deux genres et six espèces, comprend des baleines de taille considérable, d'allure très élancée et à la nage très rapide. Le rorqual, parfois surnommé "lévrier des mers", pousse en surface des pointes de 35 nœuds (c'est-à-dire presque 65 km/h !) et peut tenir les 20 nœuds (35 km/h) pendant dix à quinze minutes. C'est la raison pour laquelle les balénoptères n'étaient pas chassés par les anciens baleiniers. L'avènement de la marine à moteur et du canon-lance-harpon eurent bientôt fait de donner aux baleiniers la possibilité de faire figurer à leur tableau de chasse ces animaux extraordinaires, qui ont ainsi à leur tour accédé au triste privilège d'être menacés d'extinction.

Bien que l'évent des balénoptères soit double comme chez tous les mysticètes, leur souffle est unique et droit. Les fanons ne dépassent pas 1 mètre, les lèvres sont minces et courtes. Le ventre, caractéristique, est strié de profonds sillons longitudinaux.

• RORQUALS : (*Balaenoptera sp.*)

Le genre *Balaenoptera* comprend cinq espèces:le rorqual commun (*Balaenoptera physalus*) (Fig.17) ;le rorqual bleu ou rorqual de Sibbald (*Balaenoptera musculus*), le rorqual de Braid (*Balaenoptera edeni*), le rorqual du Nord (*Balaenoptera borealis*) et le rorqual à bec (*Balaenoptera acutorostrata*) qui est le "nain" du genre puisqu'il ne dépasse pas la longueur de dix mètres.

L'évent des rorquals évoque irrésistiblement un monstrueux nez déformé ; lorsque souffle le grand rorqual bleu après une plongée, le panache de condensation peut s'élev à huit mètres.

Le rorqual bleu est le plus grand animal connu : il dépasse les 33 mètres de longueur. Sa population a dangereusement décru depuis 1930, passant de 300.000 à 5 à 6.000 individus.

Les proportions du rorqual bleu sont édifiantes : le cœur pèse 600 kg, les poumons une tonne, la langue trois. L'estomac peut contenir deux tonnes de Krill tandisque l'isthme du gosier ne mesure que dix centimètres de diamètre.

On a décrit également un rorqual bleu pygmée (*Balaenoptera musculus*, variété *brevicauda*) différant par la forme de la queue, et mesurant quelques mètres de moins que le grand rorqual ; sa répartition suit celle de *Balaenoptera musculus*.

• BALEINE à BOSSE ou JUBARTE ou MEGAPTERE : *Megaptera novae-angliae*) (Fig.18)

Cet animal, dont la population est passée de 300.000 à 3.000 environ en cinquante ans, est connu pour les étranges vocalises qu'il émet durant sa période de migration. Ce "chant des baleines" au cours duquel les animaux semblent se répondre, emplit l'océan sur des kilomètres. Le registre est très étendu et déborde largement dans les ultra-son

FIG. 17: Balaenoptera physalus

La baleine à bosse est cosmopolite et atteint 18 mètres de long. Ses longs battoirs blancs, comme des ailes, et les petites bosses ornant sa tête lui confèrent un aspect tout à fait caractéristique.

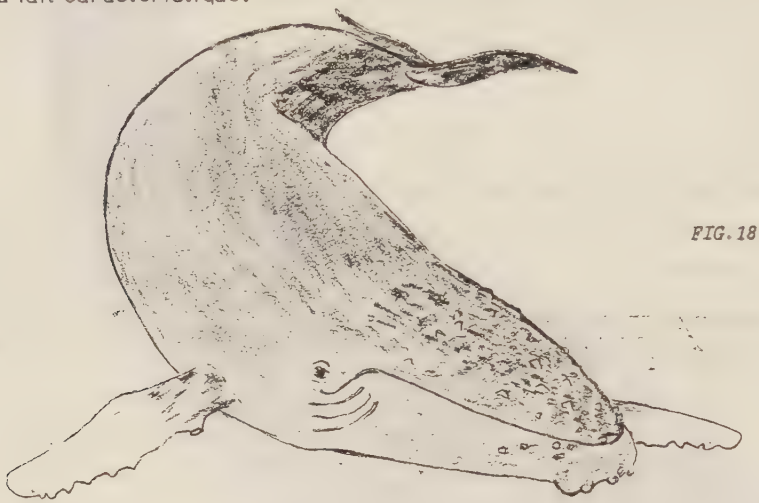


FIG. 18: Megaptera novae-angliae

FAMILLE des ESCHRICHTIIDES

Cette dernière famille de mysticètes ne comprend qu'un seul genre et une seule espèce:

• LA BALEINE GRISE de CALIFORNIE (*Eschrichtius gibbosus = E. glaucus*)

qui atteint 15 mètres de long et dont la morphologie rappelle beaucoup celle des balénidé: la baleine grise présente deux particularités : la première est d'effectuer les plus longues migrations connues chez les mammifères -plus de 11.000 km- ; la seconde est d'êtr la seule espèce de baleine qui, depuis sa protection légale (1947) a retrouvé un équilibr de population. On estime le nombre actuel à 13.000 individus.

TABLEAU RECAPITULATIF
DE LA CLASSIFICATION DES CETACES ACTUELS

Sous-Ordre des ODONTOCETES : cétacés à dents

SUPERFAMILLE des PLATANISTOIDES

Famille des platanistidés

- Sous-Famille des platanistinés : PLATANISTE
- Sous-Famille des iniinés : INIE
- Sous-Famille des sténodelphininés : DAUPHIN de LA PLATA

SUPERFAMILLE des PHYSETEROIDES

Famille des ziphiidés : "BALEINES" à BEC

Famille des physeteridés

- Sous-Famille des physeterinés : CACHALOT
- Sous-Famille des kogiinés : CACHALOTS PYGMEES

SUPERFAMILLE des MONODONTOIDES

Famille des monodontidés : NARVAL

Famille des delphinapteridés : BELOUGA

SUPERFAMILLE des DELPHINOIDES

Famille des sténidés : STENO
SOTALIES

Famille des delphinidés

- Sous-Famille des delphininés : DAUPHINS proprement dits
- Sous-Famille des céphalorhynchines : DAUPHIN de COMMERSON
- Sous-Famille des orcinés : ORQUES, GLOBICEPHALES
- Sous-Famille des lissodelphinés : genre LISSODELPHIS (DAUPHINS BALEINES)

Famille des phocoenidés : MARSOUINS

Sous-Ordre des MYSTICETES : cétacés à fanons ou baleines

Famille des eschrichtiidés : BALEINE GRISE

Famille des Balénidés : BALEINES FRANCHES

Famille des balénopteridés : RORQUALS
BALEINE à BOSSE

Il faut toutefois remarquer que certaines espèces ne sont connues que par quelques échouages -parfois sous forme fragmentaire- et n'ont jamais été observées vivantes ; il serait donc illusoire de considérer cette liste comme exhaustive : certains cétacés restent certainement à découvrir.

-=-=-=-=-=-=-=-=-

II - BIOLOGIE GENERALE DES CETACES

Données concernant certaines grandes fonctions particulièrement modifiées par le milieu marin

Suivant le terme de GRASSE, les cétacés constituent un véritable "musée d'adaptations". La mention rapide de ces profondes modifications physiologiques permettra de situer l'écholocation dans un contexte dynamique.

A - LOCOMOTION :

La très profonde modification morphologique du corps des cétacés en relation avec l'adaptation au milieu marin montre une frappante convergence avec les poissons d'une part et les reptiles marins fossiles du groupe des ichtyosauriens d'autre part.

Dans toutes les espèces de cétacés, le corps a acquis des formes offrant une résistance minimale à la progression. La propulsion est réalisée par des battements de la queue dans le sens vertical avec très peu de mouvements latéraux : car la colonne vertébrale des mammifères est souple dans un plan vertical, par opposition à celle des poissons et des reptiles qui est souple dans un plan horizontal. C'est pourquoi dans la locomotion de type ichtyen la musculature pariétale est principalement développée ; tandis que les mammifères marins voient surtout le développement des muscles caudo-dorso-ventraux tels le Longissimus et les abdominaux, à la fois puissants et fortement aponévrotiques.

Le membre antérieur, dont toutes les articulations excepté la scapulo-humérale sont ankylosées, est transformé en battoir ou nageoire pectorale. Bien que les doigts soient anatomiquement parfaitement distincts, l'aspect extérieur n'en laisse pas soupçonner l'existence.

Les membres postérieurs sont totalement absents mais se retrouvent dans de nombreuses espèces sur le squelette, à l'état vestigial.

La nageoire caudale ne porte pas d'autre support osseux que la portion distale de l'axe vertébral.

Contrairement aux autres mammifères marins (siréniens, pinnipèdes....) qui ont le cou mobile et peuvent l'utiliser comme gouvernail, les cétacés ont les vertèbres cervicales soudées ; les membres antérieurs font donc office à la fois de gouvernail et de balancier.

Tous les cétacés sont parfaitement adaptés à la locomotion aquatique et se meuvent avec une parfaite aisance dans l'eau. Toutefois, les delphinidés montrent une stupéfiante célérité qui a conduit à des recherches très poussées sur la locomotion chez cette famille.

Le seul fait que les dauphins soient piscivores laisse supposer la possibilité de grandes vitesses , car les poissons restent évidemment les meilleurs nageurs des océans. Dans les conditions les plus favorables, c'est-à-dire lorsqu'il s'aide de la vague naissant à l'étrave d'un bateau en marche, le dauphin atteint la vitesse de 65 km/h.

Lors de déplacement libre en pleine mer, la vitesse mesurée varie entre 36 km/h (CHOULEIKINE, LOUKIANOVA et STRASS), et 40,6 km/h. (LANG et PRIOR). Le globicéphale approche 50 km/h et l'orque les 55 km/h . Or, la résistance de l'eau mesurée sur un modèle rigide (GRAY, Cambridge 1936) montre que les dauphins doivent disposer, pour atteindre ces vitesses, d'une puissance musculaire 7 fois supérieure à celle des autres mammifères ; ceci est rigoureusement impossible sur le plan physiologique, et le phénomène reçut à l'époque le nom de "paradoxe de GRAY" : compte tenu de sa puissance musculaire, le dauphin ne devrait pas dépasser les 20 km/h !

Il faut donc bien qu'il possède des structures atténuant la résistance de l'eau pour expliquer sa rapidité.

Or, la résistance de l'eau éprouvée par un dauphin en déplacement est dix fois moindre que celle éprouvée par un modèle inerte de mêmes dimensions (KRAMER, 1960).

Trois phénomènes ont permis d'expliquer le paradoxe.

- Le premier est la structure très particulière de la peau du dauphin. La structure superficielle montre tout d'abord une incessante desquamation empêchant, comme chez les grands mysticètes, la fixation de parasites ou d'algues freinant le mouvement

L'étude approfondie montre classiquement deux couches, l'une superficielle et élastique, l'épiderme, l'autre interne et souple, le derme, présentant de hautes papilles et des dépôts lipidiques.

La simple étude de cette peau a permis la réalisation d'un revêtement artificiel, le LAMINFLO (KRAMER,1958) qui améliorait de 60 % le rendement de torpilles expérimentales.

- Le second facteur a été étudié pour la première fois en 1955 par ESSAPIAN ("Seaquarium" de Floride) qui au moyen de prises de vues cinématographiques a pu mettre en évidence l'existence d'ondes musculaires parcourant le corps des dauphins en mouvement rapide.

SOURKINA, étudiant la musculature cutanée du dauphin, a montré que la contraction des peauciers pouvait ramener la peau en plis à la surface du corps.

Ceci a pu confirmer une théorie ébauchée par KRAMER et développée par MARTEKA : dès que le flux liquidien s'écoulant le long du corps d'un dauphin tend à devenir turbulent, la peau se creuse localement de manière à le maintenir laminaire.

Un réflexe tactile très sensible en permet la réalisation ; l'étude histologique montre en accord avec ceci, un grand nombre de récepteurs nerveux cutanés. Ainsi, bénéficiant d'un flux quasiment toujours laminaire, le dauphin réalise-t-il une considérable économie d'énergie de propulsion.

- Une dernière propriété de la peau des delphinidés vient compléter cette remarquable adaptation : les bourrelets dermiques semblent dirigés sur tout le corps de l'animal de façon rigoureusement analogue aux lignes d'écoulement de l'eau autour du cétacé nageant (PURVES,USA ; SOURKINA,URSS).

Des trois facteurs expliquant la facilité de progression du dauphin en milieu liquide, c'est "l'autorèglage de la peau" (TOMILINE) qui est de loin le plus important.

PURVES et DUDOK van HEEL ont également réalisé d'importants travaux sur l'hydrodynamique des cétacés, et ont montré notamment que le temps moteur était constitué uniquement par le coup de queue de bas en haut.

B - PLONGEE

Les cétacés, compte tenu de leur nature mammalienne, sont les plus extraordinaires plongeurs du règne animal. Lorsque BOURDELLE et GRASSE ne leur accordent qu'une profondeur de "peut être plus de 200 mètres" (traité de zoologie- 1955) et contestent les observations de cachalots retrouvés noyés, emmêlés dans des cables téléphoniques sous-marins, ils ne font que nier une évidence qui dérange manifestement leur conviction.

YABLOKOV en 1962 a répertorié, d'après les dossiers des compagnies d'entretien des cables sous-marins, les 16 cas alors connus de découvertes de cachalots au fond de l'océan, retenus prisonniers par un cable et morts noyés.

Six cas rapportés montraient une profondeur de 900 mètres environ. Un cachalot a été retrouvé dans ces conditions à 1.135 mètres. Et bien que le corps n'ait pas été retrouvé, les dégats sur un cable situé à 2.200 mètres semblent pouvoir être rapportés à la même origine. D'ailleurs les calculs de triangulation effectués à partir de signaux sonar de *Physeter* montrent une profondeur de 2,5 kilomètres. Encore les cachalots ne sont-ils pas les champions de la plongée, car les hyperoodons semblent réaliser de meilleures performances en ce qui concerne la durée.

Lors de la plongée profonde, des adaptations physiologiques très particulières, et parfois encore mal connues, entrent en jeu: leur complexité nécessiterait une très longue étude, hors du présent propos. Seul un bref exposé des principales adaptations sera présenté.

- Particularités respiratoires :

Les poumons des cétacés ne possèdent pas le développement considérable qu'on pourrait attendre en liaison avec l'adaptation à la plongée. Leur taille par rapport au reste du corps demeure modeste et on constate même que les grands cétacés ont des poumons environ une fois et demie plus petits que ceux des dauphins. Mais ces poumons possèdent trois caractéristiques principales :

1°) - Chez les grands plongeurs surtout, il existe des structures cartilagineuses de renforcement des alvéoles pulmonaires et des bronchioles qui échappent ainsi aux effets des pressions considérables des profondeurs.

2°) - La surface alvéolaire est plus importante, à volume égal, que celle des mammifères terrestres.

3°) - La capacité d'expiration est bien supérieure à celle de ces derniers, et la quantité d'air résiduel après expiration est négligeable.

L'efficacité de la mécanique respiratoire du cétacé est donc optimale.

- Particularités circulatoires :

• Sang : Les hématies des cétacés sont légèrement plus grandes que celles des autres mammifères. Leur nombre par mm^3 de sang est 1,5 à 2 fois plus important.

• Myoglobine : La teneur des muscles chez les cétacés de surface est deux fois plus élevée que la normale mammalienne. Elle est neuf fois plus élevée chez le cachalot, ce qui confère aux masses musculaires un aspect sombre ; la capacité d'emmagasiner l'oxygène est donc considérable.

• Cœur : Outre l'existence d'un réseau coronaire particulier, PORTIER signale la possibilité d'arrêt du cœur droit en fin de plongée afin d'éviter le brassage de sang veineux ; cette hypothèse semble n'avoir été reprise par aucun autre auteur.

• Artères et Veines : On retrouve chez les cétacés une particulière abondance de réseaux admirables (retes mirabiles), fin lacis artério-veineux où les artères ne communiquent jamais avec les veines, dans différents organes ; ces structures pourraient être en relation avec le stockage de sang oxygéné libérable par des jeux de sphincters (PORTIER 1938) ou à la régulation de la pression sanguine lors de plongée et remontée rapides (DUDOK van HEEL). Les réseaux admirables se retrouvent d'ailleurs chez les siréniens (Lamantin) et chez quelques mammifères terrestres présentant des conditions circulatoires particulières : ainsi les paresseux (*Bradypus sp.* famille des bradypodidés) d'Amérique du Sud, qui vivent la plupart du temps la tête en bas, en

possèdent-ils. Enfin on observe un agrandissement très important du calibre des vaisseaux intra-rachidiens ; le sang véhiculé par cette voie échappe totalement aux effets de la pression, ce qui évite des stases sanguines en particulier dans le cerveau, qui rendraient impossible la plongée profonde.

Schématiquement, on peut répartir les cétacés en trois groupes selon leur profondeur de plongée :

- Les cétacés de surface, qui sont les delphinidés en général, dont on peut estimer la zone d'action à une vingtaine de mètres en moyenne, encore qu'ils puissent descendre beaucoup plus profond (on à parlé de 800 m pour *Tursiops*).

- Les cétacés de moyenne profondeur, représentés par les mysticètes qui peuvent descendre au-delà de 350 mètres pour pêcher le plancton mais dont la zone moyenne se situe vers 50 mètres.

- Les grands plongeurs, ziphiidés et cachalots qui descendent certainement à 2.000 mètres, mais de façon courante entre 500 et 1.000 mètres.

Ces trois groupes rencontrent des conditions de luminosité très différentes pour la recherche de leur nourriture : la lumière ne pénètre pas au-delà d'une centaine de mètres sous la mer.

Ces observations laissent à elles seules supposer l'existence d'un sens différent de la vue, au moins chez les grands plongeurs, pour se guider dans l'obscurité avec une précision suffisante pour capturer des proies aussi mobiles que les grands calmars.

C - VISION :

L'étude de cette fonction montre que l'œil des cétacés, à l'exception du plataniste est très efficace et permet de tirer profit de la moindre luminosité ; il montre d'autre part, une double adaptation à la vision aérienne et aquatique.

L'observation anatomique de l'œil de *Tursiops truncatus* montre un cristallin volumineux et sphérique et une cornée de pouvoir réfringent considérable, approximativement identique à celui de l'eau.

Par suite de cette réfringence les mesures à l'ophtalmoscope dans l'air montrent une importante myopie (de 16 à 20 dioptries) alors que dans l'eau, avec laquelle la cornée est isotrope, les mesures indiquent une eumétropie, voire une légère hypermétropie.

Or, Louis M. HERMAN et coll. (Honolulu,1975) ont apporté une preuve comportementale d'une qualité comparable de vision dans l'eau et dans l'air. Des épreuves de reconnaissance, par des dauphins dressés, d'objets de tailles diverses placés dans l'air et dans l'eau montrent un pouvoir séparateur maximal de 12 minutes d'arc dans l'air et de 8 minutes dans l'eau.

L'analyse physiologique de la vision montre l'utilisation d'une pupille à double fente lors de la vision aérienne, qui compense la myopie induite par la haute réfringence cornéenne. On peut donc affirmer qu'en général, la vision constitue chez les cétacés un sens aux performances très satisfaisantes ; à chaque fois que les conditions le permettent, c'est-à-dire en surface et de jour, elle pourra constituer le sens principal de localisation.

Toutefois, l'œil de l'inie amazonienne présente des caractères archaïques de mammifères terrestres (bulbe globulaire, cornée bombée, chambre antérieure profonde) à côté de caractères communs aux cétacés (cristallin sphérique). La cornée et le cristallin sont de couleur jaune et les seules observations à l'ophtalmoscope sur deux spécimens (A.D.G. DRAL, zoo de Duisbourg) ont montré une cécité totale avec opacité du cristallin. Il n'est pas impossible, ce qui pourrait être confirmé par d'autres observations , dont l'occasion est malheureusement très rare, que l'inie soit aveugle au même titre que le plataniste qui, comme cela a été souligné dans la partie systématique, ne possède pas de cristallin.

Chez ces espèces (en tous cas chez le plataniste) la localisation par sonar a donc totalement supplanté la vision.

D- OLFACTION :

Ce sens ne peut être de quelques secours aux cétacés pour l'appréhension du milieu extérieur. Il est le plus souvent absent (chez les odontocètes, le nerf olfactif a regressé) ou réduit à sa plus simple expression. La disparition de l'olfaction est

manifestement un corollaire de la migration des orifices nasaux vers le sommet du crâne; par contre, les odontocètes fossiles possèdaient des bulbes olfactifs indiquant une olfaction fonctionnelle.

E - AUDITION :

L'audition constitue sans aucun doute, il n'est que d'étudier l'anatomie des structures auditives des cétacés pour en être persuadé, le sens de loin le plus subtil de ces animaux. Bien qu'elle conserve sa fonction de communication intraspécifique, l'audition est principalement impliquée dans le fonctionnement du sonar, en tant qu'entité réceptrice.

Aussi cet aspect sera-t-il étudié en détail dans la deuxième partie, consacrée à la biophysique de l'écholocation.

* * * * * *

L'étude de la biologie des cétacés montre donc des structures étroitement adaptées à la vie aquatique ; leur mode de vie suggère puissamment l'hypothèse que la vue n'est utile à ces animaux que dans quelques conditions particulières : à savoir en plein jour, en eau claire et à proximité de la surface. De plus, une vision du type de celle des animaux nocturnes n'est pas sérieusement envisageable chez les cétacés de surface car la faible luminosité de la nuit, même dans les meilleures conditions (pleine lune) devient négligeable dans l'eau.

C'est donc le sonar qui prend le relais de la vision dès que les conditions le rendent nécessaire , c'est-à-dire le plus souvent. Les deux sens peuvent d'ailleurs être utilisés conjointement.

* * * * * *

DEUXIEME PARTIE

BIOPHYSIQUE DE L'ECHOLOCATION CHEZ LES CETACES

Cette deuxième partie est consacrée à la biophysique de la fonction d'écholocation ; il sera tenté ici de relier les structures anatomiques mises en jeu à leurs fonctions d'une part et aux théories du système sonar d'autre part.

GENERALITES

Caractéristiques des signaux d'écholocation ; application au milieu aquatique.

Le principe du fonctionnement du sonar animal est le même quelque soient les classes considérées.

De brefs sons sont émis par l'animal ; l'écho est renvoyé par les obstacles et reçu par les structures réceptrices conduisant à l'oreille.

Les renseignements perçus sont intégrés par les aires acoustiques de l'encéphale et permettent d'apprécier la forme, la distance, la vitesse et la direction de déplacement de l'objet.

Une émission d'écholocation est caractérisée par une structure en cliquetis (ou clicks, ou claquements) du signal sonore. La durée d'un cliquetis est très brève, parfois inférieure à 10^{-3} s. Ces cliquetis occupent une bande de fréquence étendue et débutent par une attaque brusque où se concentre le maximum d'énergie sonore.

Un signal d'écholocation est constitué par un très grand nombre de cliquetis, en général tous identiques. En milieu aquatique, l'efficacité d'un sonar impose l'utilisation de très hautes fréquences, pour trois raisons majeures :

1°) Le bruit de fond de la mer est très important jusqu'à environ 10 k Hz (EVANS 1967).

2°) La vitesse du son est approximativement 4 fois 1/2 plus élevée dans l'eau que dans l'air. Pour obtenir un pouvoir de résolution comparable à celui qu'on observait chez un chiroptère émettant dans une certaine longueur d'onde, un animal marin se repérant par sonar doit utiliser la même longueur d'onde. Il doit par conséquent émettre des fréquences 4 fois 1/2 plus élevées pour arriver au même résultat. (REYSENBACH de HAAN, 1966).

3°) Il est plus aisé pour la mécanique laryngée de produire une large bande dans les hautes fréquences, et la couverture d'une large bande de fréquences est indispensable à une fine discrimination (LEROY).

Parmi les animaux utilisant l'écholocation, les espèces aquatiques et en particulier les cétacés, utilisent donc principalementun signal ultrasonore à haute fréquence.

I - THEORIES DU SONAR : Application au sonar biologique.

La possibilité d'émission du signal est la première condition de réalisation d'un système sonar ; tous les animaux utilisant l'écholocation possèdent des structures d'émission dérivées de formations céphaliques (larynx des oiseaux, sac aériens des cétacés, formations spécialisées des chiroptères....). L'appareil émetteur des cétacés sera étudié en détail dans le deuxième paragraphe.

1 - Expression mathématique de la transmission du signal. (d'après D.W. BATTEAU)

La relation la plus simple exprimant le cheminement d'une onde sonore et son renvoi en écho peut s'exprimer comme suit :

$$\boxed{2d = Tc}$$

ou d = distance source-réflecteur
T = temps écoulé entre l'émission et la réception
c = vélocité du son dans le milieu

si l'on veut tenir compte du type de signal, on écrira :

$$\boxed{R(t) = aP\left(t - \frac{2d}{c}\right)}$$

ou R(t) = signal reçu
P(t) = signal émis
a = atténuation du signal émis

et s'il existe plusieurs récepteurs :

$$\boxed{R(t) = a_n P\left(t - \frac{2d_n}{c}\right)}$$

ou a_n = atténuation à la nième réflexion

et à la limite, pour un très grand nombre de récepteurs élémentaires :

$$\boxed{R(t) = \int_0^\infty a(\theta)\, P(t - \theta)\, d\theta}$$

ou $\theta = \frac{2d}{c}$ pour tous les d
et $a(\theta)$ = atténuation associée.

Cette dernière équation est unidimensionnelle ; on peut introduire l'idée de direction dans l'émission et la réception par la relation :

$$R(t, A_1, A_2) = \int_0^{\infty} a(\theta, A_1, A_2)\, P(t-\theta)\, d\theta$$

ou A_1 = angle azimutal

A_2 = angle d'élévation

Jusqu'à présent, il n'a pas été tenu compte de la nature du signal ; si on choisit un signal à une seule fréquence, on peut exprimer le phénomène par :

$$R(t, A) = \int_0^{\infty} a(\theta) \sin \left[F\left(1 - \frac{v(\theta)}{c}\right)(t-\theta) \right] d\theta$$

ou $v(\theta)$ est une nouvelle variable modifiant la fréquence F.

En fait, le signal s'étend sur une large bande de fréquences. En outre l'animal émetteur et la cible peuvent être animés de vitesses (et éventuellement d'accélérations) de direction et module différents. L'expression mathématique du phénomène peut donc devenir extrêmement complexe et dépasser les limites fixées au présent travail.

La manière la plus conventionnelle d'exprimer la formation d'une image acoustique est d'utiliser une entité mathématique connue sous le nom de transformation de Fourier appliquée à la distribution de l'intensité du son à travers une ouverture.

Les conditions de formation de cette "image" dans le cadre d'un organisme animal sont subordonnées à la réalisation d'un équivalent acoustique de la rétine. Artificiellement, l'homme a pu construire de tels équivalents : plusieurs types de caméras acoustiques ont ainsi été mises au point.

Chez les cétacés, l'existence et les différents modes de fonctionnement de cette rétine acoustique selon les genres seront discutés par la suite.

2 - Mesure de la résolution:

WELSBY a montré qu'il existe une limite à la finesse des détails observables par sonar, limite fixée par le nombre de demi-longueurs d'ondes passant par l'ouverture du récepteur. Ce principe sera utile à la discussion des modalités de formation de l'image acoustique.

3 - Appréciation de la vitesse relative de la cible :

Il est possible de mesurer la vitesse de déplacement de tout objet émettant un signal vibratoire (ou le renvoyant en écho), qu'il soit de nature électromagnétique (lumière, ondes radio) ou sonore, grâce à l'effet DOPPLER-FIZEAU ; lorsque l'objet s'éloigne la fréquence apparait "étirée", c'est-à-dire "décalée vers le rouge" dans le cas d'une onde lumineuse ou plus "grave" dans le cas d'une onde sonore. Inversement, si l'objet s'approche, la fréquence est "comprimée", c'est-à-dire "décalée vers le bleu" ou plus "aiguë". Un exemple concret est celui d'une voiture produisant des sons différents lorsqu'elle s'approche et lorsqu'elle s'éloigne.

Les astronomes utilisent ce phénomène pour mesurer la vitesse de fuite des galaxies dans l'univers ; les animaux se guidant par écholocation semblent capables de l'intégrer pour évaluer quantitativement le mouvement de leurs proies.

4 - Capacités d'information d'un signal sonore.

* Bruit de fond

La qualité des informations pouvant être tirées de la réception de l'écho peut être perturbée par des sons parasites constituant le bruit de fond. En milieu marin, le bruit de fond est constitué essentiellement par le bruit des marées et des vagues, ainsi mais plus accessoirement que par les bruits d'hélices de bateaux qui peuvent porter très loin. Le bruit de fond est intense jusqu'à 10.000 Hz, c'est-à-dire que les fréquences supérieures sont plus "libres" et utilisables par les systèmes de type sonar.

* Nature des signaux

Trois types de signaux acoustiques peuvent théoriquement être utilisés pour l'obtention d'un écho sonar :

- la modulation de fréquence, en signal continu.
- l'impulsion (ou plus exactement la série d'impulsions, ce qui correspond à un signal discontinu).
- le bruit blanc, ou mélange de fréquences dans un même signal, en continu.

Pour des raisons mathématiques qui ne peuvent être développées ici, le deuxième type est supérieur aux autres quant à la qualité de l'information que porte l'écho. Or, le sonar de toutes les espèces utilisant l'écholocation est du type à impulsion, en accord avec la nécessité d'obtenir une qualité optimale. Ici comme dans bien des domaines, les "solutions adoptées par la nature" sont les meilleures. De plus, les données mathématiques (théories du sonar) technologiques (appareils échosondeurs) et comportementales (étude sur les cétacés vivants) concordent : l'information portée par un signal sonar est d'autant plus précise que la fréquence est plus élevée, mais sa portée diminue corrélativement. Compte tenu des longueurs d'ondes employées par les cétacés, leur pouvoir séparateur doit être grossier -quelques millimètres- en comparaison avec la vision optique.

5 - Portée des signaux :

La mer est un milieu qui n'est ni isotherme, ni isocélère : Il existe des couches de températures différentes qui courbent les ondes sonores. On constate qu'une source possède un rayon d'action d'autant plus long qu'elle est placée plus profondément.

Toutefois, la précision des informations fournies augmente lorsque la distance émetteur-objet diminue ; la capacité de reconnaissance fine d'un objet ne dépasse pas une dizaine de mètres, et environ 400 mètres pour une détection grossière. Parfois, cependant il se trouve des conditions de transmission particulièrement favorables du son en milieu marin, grâce à une disposition optimale des couches isothermes : Ce sont les chenaux acoustiques , grâce auxquels un son (par exemple le bruit de fond des marées) peut parcourir des milliers de kilomètres. Il est probable que ces chenaux acoustiques constituent de véritables phares sonores sous-marins, grâce auxquels les mysticètes pourraient se guider dans leurs migrations.

Les données théoriques générales concernant le système sonar biologique suggèrent donc un "outil" qui, sans possèder la finesse de résolution de la vision -surtout à longue distance- pourrait permettre de fournir à un animal des informations précises, à la fois quantitatives et qualitatives, sur le milieu environnant.

II - L'APPAREIL EMETTEUR :

1 - Structures anatomiques permettant l'émission :

a) Ostéologie du crâne :

L'architecture du crâne des cétacés actuels est très profondément modifiée par rapport à celle des mammifères terrestres : La forme en est particulière et les rapports anatomiques différents, ce qui constitue un fait unique chez les mammifères tant actuels que fossiles.

L'embryon de cétacé possède un crâne identique à celui de tous les mammifères terrestres. Mais rapidement, au cours de l'ontogénèse, se produit une importante migration de la région antérieure du crâne vers l'arrière pendant que le supra-occipital migre vers l'avant. Les maxillaires, prémaxillaires et vomer s'allongent en entrainant les nasaux de telle façon que les fosses nasales s'ouvrent au sommet de la tête, formant ce qu'on désigne sous le nom d'évent, qui permet aux cétacés de venir respirer en position normale de nage. La poussée vers l'arrière de ces os est si forte qu'ils passent par dessus le neurocrâne.

Ceci conduit à deux types de crânes : celui des odontocètes et celui des mysticètes.

- chez les odontocètes (fig. 19) maxillaires, prémaxillaires et vomer recouvrent les frontaux, tandis que les pariétaux se dépriment latéralement. Le massif facial est asymétrique et l'évent est même rejeté vers la gauche chez le cachalot.

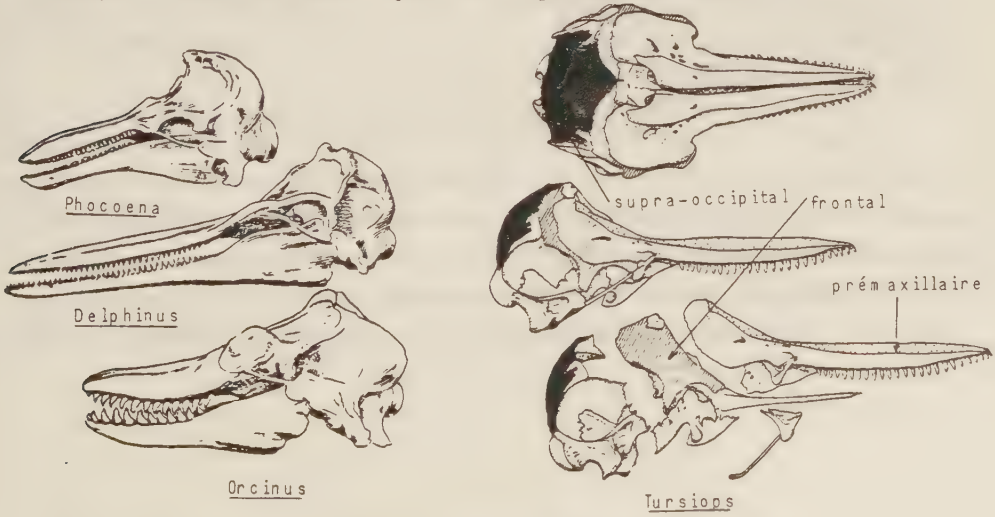


FIG. 19: Crânes d'odontocètes (d'après HARRISON, PIVETEAU, KELLOG)

- chez les mysticètes (fig.20) les prémaxillaires ainsi que les sommets des maxillaires s'insinuent entre les frontaux, pendant que l'angle postérieur des maxillaires se glisse sous le frontal. On appelle télescopage ce refoulement du neurocrâne, dont la base échappe presque totalement au phénomène.

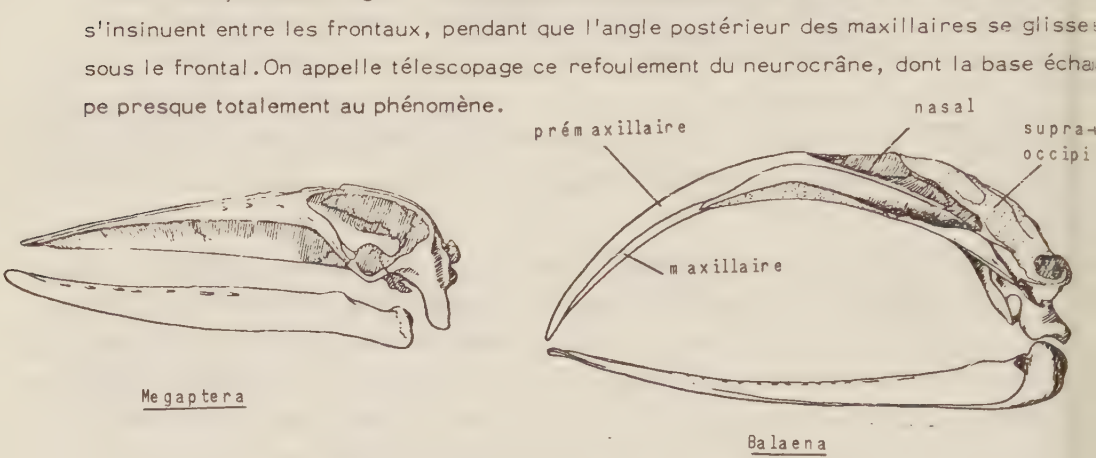


FIG.20: Crânes de mysticètes

Le télescopage n'est pas directement en relation avec l'écholocation puisque les cétacés ne sont pas les seuls animaux possèdant un sonar : Il faut y voir tout d'abord une adaptation à la vie aquatique par la translation des fosses nasales vers le haut.

Cependant la forme particulière du crâne ainsi modifié laisse, au moins chez les odontocètes, un espace limité vers le bas par le maxillaire supérieur et vers l'arrière par la masse du crâne. Ce logement renferme des structures lipidiques complexes , formant le melon des delphinidés, phocaenidés et delphinapteridés et l'organe du spermaceti, encore plus spécialisé, chez les ziphiidés et physeteridés ; ces structures sont directement impliquées dans le fonctionnement du sonar.

En outre, SCHENKKAN et PURVES ont montré par études radiologiques que chez certains odontocètes, la matière osseuse des maxillaires et prémaxillaires ne présentepas une densité homogène : Elle est maximale au centre et vers l'avant du crâne et permet de ce fait une réflexion et focalisation des ultrasons vers l'avant. Enfin, le crâne des odotoncètes comporte un réseau complexe de sinus qui, grâce à leur pouvoir de résonance à hautes fréquences, concourent grandement à l'émission du signal ultrasonore.

b) Structures céphaliques focalisant le signal émis :

Les formations anatomiques permettant la transmission des ultrasons et leur focalisation ne sont bien identifiées que chez les delphinidés : Il s'agit de la masse de lipides frontale ou melon. Chez les grands odontocètes, ziphiidés et physeteridés, il existe un organe du spermati dont le rôle, bien qu'encore discuté, semble lié à une forme extrèmement précise d'écholocation. Chez les mysticètes, on ne connait pas les structures de conduction ; il faut préciser que la moitié au moins des auteurs contestent l'utilisation de l'écholocation dans cet ordre.

Melon des delphinidés :

Chez tous les dauphins, le coussinet naso-frontal, ou melon, repose sur les os maxillaires et intermaxillaires, et peut voir sa forme modifiée par un système complexe de muscles situés dans la convexité de la tête. (fig.21)

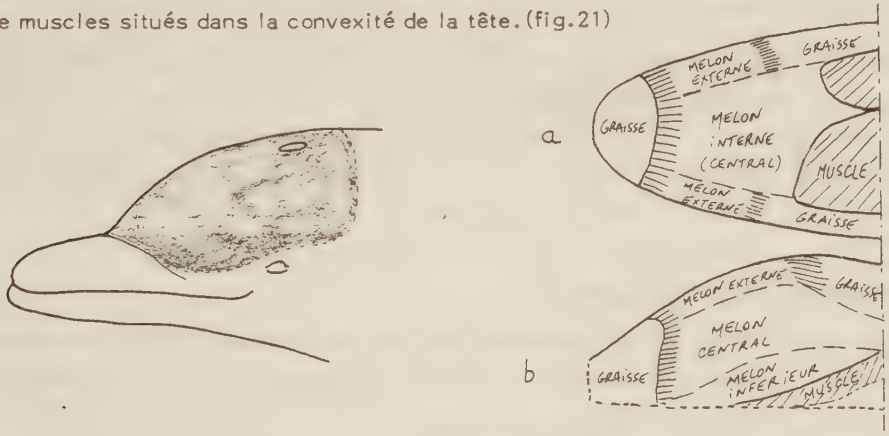


FIG.21:Aspect extérieur (foncé)et topographie du melon d'un delphinidé; a:vue de dessus;b:vue latérale.(d'après LITCHFIELD et coll.)

Dès 1964, EVANS, PRESCOTT et coll. (USA) ainsi que TOMILINE et coll. (URSS) avaient émis l'hypothèse selon laquelle le melon servait de lentille acoustique lors de l'émission du signal d'écholocation. Cette théorie a été largement confirmée, en particulier par LITCHFIELD et coll. (USA , 1973-1979).

Le melon est une formation essentiellement lipidique. L'analyse des lipides montre une grande quantité d'acide isovalérique estérifié sous forme de cérides, ainsi que des tryglycérides.

LITCHFIELD a procédé à une analyse topographique de ces lipides, qui montre quatre régions distinctes : un melon central, entouré d'un melon externe vers le haut, d'un melon inférieur, et en avant de tissus graisseux. La position relative de ces zones peut être modifiée par le jeu des muscles. La vitesse du son, mesurée dans un échantillon de chaque zone de melon, a montré des variations sensibles selon la région considérée. Or, l'onde ultrasonore subit une réfraction à chaque fois qu'elle change de vitesse. D'autre part, la vitesse dans un certain milieu dépend de sa température. Aussi la lentille acoustique réfractant le signal émis est-elle constituée non seulement par les couches anisocélères du melon, mais encore par le système melon/eau de mer lui-même ; il semble même que la réfraction la plus forte ait lieu à l'interface entre la peau du front et l'eau de mer, à cause de la grande différence de température.

Tous les delphinidés disposent donc d'une formation mobile permettant une "accommodation" pour la focalisation du signal sonar émis. Ceci est particulièrement net chez le bélouga qui, lorsqu'il se sert de son sonar, accentue de façon notable la concavité de son melon.

Organe du spermaceti: (fig. 22)

Les odontocètes de grands fonds, hyperoodons et cachalots, possèdent un melon gigantesque contenant principalement l'organe du spermaceti, particulièrement développé chez le cachalot. Il s'agit d'un organe complexe et original, constitué par une masse pouvant atteindre 4 tonnes de muscles et de tissu conjonctif, contenant une substance lipidique qui, malheureusement pour les cachalots, est très appréciée dans l'industrie pour ses qualités lubrifiantes : c'est le blanc de baleine, ou spermaceti, ainsi dénommé par les premiers baleiniers qui le prenaient pour le sperme du cétacé. Le

spermaceti est une matière de nature lipidique, très riche en cérides. Il est liquide à la température physiologique (37° C) et se transforme à l'air en un solide blanc d'aspect très pur.

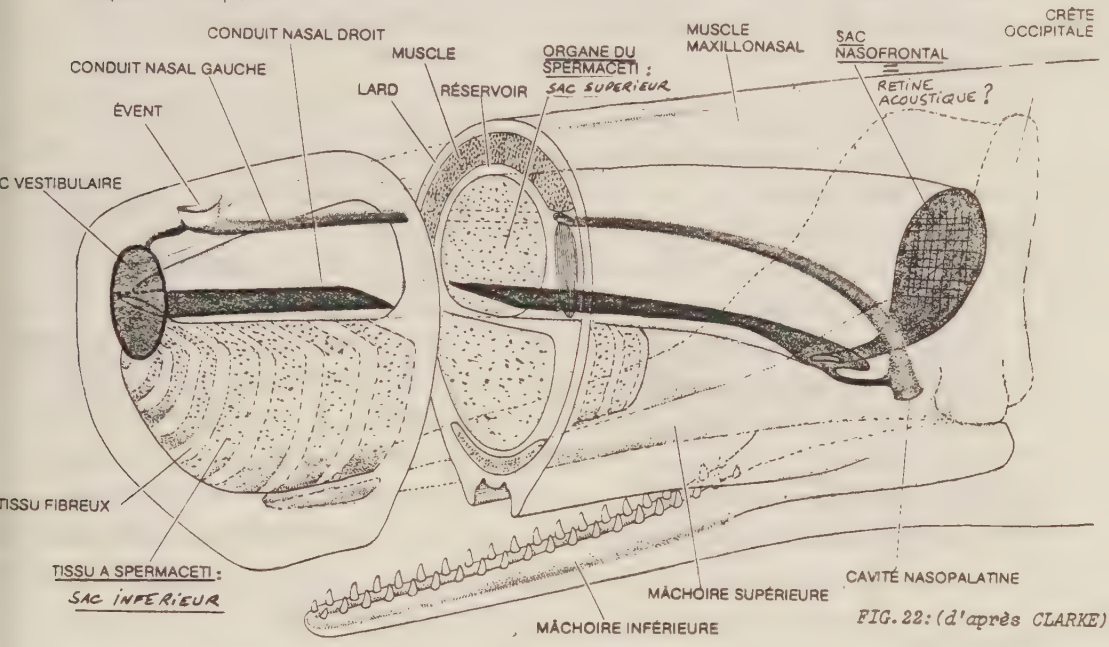


FIG. 22: (d'après CLARKE)

L'organe du spermaceti du cachalot est divisé en deux sacs :

- le sac supérieur, presque cylindrique, est rejeté à droite du melon, en accord avec le caractère asymétrique de la tête du cachalot ; la partie gauche est occupée par les conduits respiratoires conduisant à l'évent.

- le sac inférieur contient un spermaceti moins liquide ainsi qu'une quantité plus importante de tissu conjonctif fibreux.

Les opinions des auteurs varient concernant le rôle de cet organe. Les plus anciennes théories (RAVEN, 1933) le décrivent comme un appareil hydrostatique destiné à équilibrer la poussée d'Archimède, et CLARKE (USA, 1979) soutient cette hypothèse. SLEPSTOV (URSS, 1952) considère qu'il s'agit d'un organe destiné principalement à amortir les effets de la pression des grandes profondeurs. BERZINE le considère

comme un élément de focalisation des ultrasons, au même titre que le melon des delphinidés. L'étude attentive de cet organe montre que, s'il est probable qu'il possède plusieurs fonctions, son interprétation en tant qu'auxiliaire de l'écholocation est la plus cohérente.

En effet, de par leur mode de vie et de chasse en profondeur où la vision ne peut pas intervenir, cachalots et ziphiidés doivent nécessairement posséder un sonar de très grandes capacités. Ceci est démontré également par le fait que des spécimen aveugles aient néanmoins conservé un poids normal (BERZINE). Or, aucune autre structure céphalique que l'organe du spermaceti ne peut jouer un rôle équivalent à celui du melon des delphinidés. De plus, l'étude anatomique et topographique de la répartition des lipides montre une disposition en couches transversales : le spermaceti n'est pas homogène mais disposé en larges "disques" dont l'empilement suggère la lentille acoustique des delphinidés, mais en plus affiné du fait du nombre de disques. La contraction du sac antérieur sous l'action de muscles analogues à ceux des dauphins permet une "accommodation" comparable pour la focalisation des ultrasons. Il est donc peu contestable que l'organe du spermaceti, ainsi que le melon des delphinidés, constitue un auxiliaire d'émission des ultrasons. Nous verrons dans le chapitre suivant, consacré à la réception, qu'il constitue très probablement en même temps l'appareil récepteur du sonar, au moins chez le cachalot.

c) Structures des voies aériennes :

Il nous reste à examiner l'élément principal de l'étude de l'appareil émetteur, c'est-à-dire l'origine des ultrasons eux mêmes.

Les cétacés ne possèdent pas de cordes vocales ; mais leurs voies aériennes sont divisées en sacs, dans lesquels l'air peut passer de l'un à l'autre et produire des sons, (claquements, sifflements....) parfois très puissants puisque les cliquetis d'un cachalot ou tout au moins leur composante audible, s'entendent à plusieurs kilomètres sous la mer.

Durant l'émission des signaux d'écholocation, l'air ne sort pas de l'évent des cétacés immergés : il est "recyclé" en passant alternativement d'un sac à l'autre. Par contre, dans le cas de certains puissants sifflements de communication chez les dauphins par exemple, l'évent peut laisser échapper l'air nécessaire à la production du son.

L'émission des cliquetis d'écholocation est rendue possible par la conformation très particulière des voies aériennes des cétacés (fig.23); celles-ci comprennent un larynx qui ne porte des cordes vocales que chez quelques très rares sujets, et l'on peut supposer qu'il s'agit d'un atavisme ; car le rôle principal dans l'émission est joué par les sacs aériens, reliés au canal nasal et situés dans les tissus mous de la tête, au-dessus des narines osseuses.

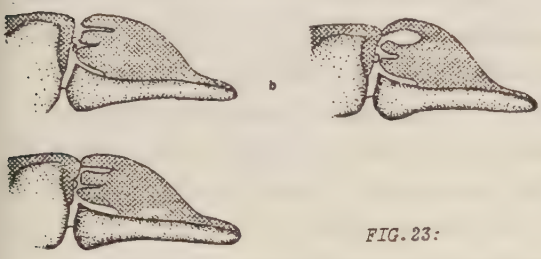


FIG. 23:

Schéma du fonctionnement des sacs aériens au moment de l'écholocation : *a* — avant les claquements ; *b* — pendant les claquements ; *c* — à la fin des claquements. Dessin de Kenneth Norris

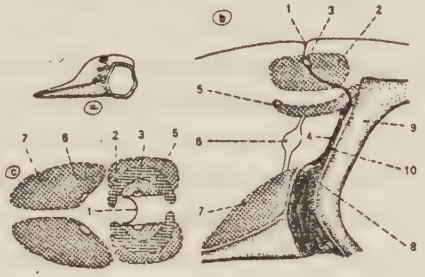


Schéma de la disposition des sacs aériens chez le dauphin commun :

a, *b* — coupe longitudinale de la tête ; *c* — projection d'en haut ; *1* — fente de l'évent ; *2* — sac supérieur ; *3* — son ouverture dans le canal nasal ; *4* — bouchon musculaire fermant le canal nasal ; *5* — sac tubulaire ; *6* — canal de connexion avec son ampoule ; *7* — sac inférieur (supra et intermaxillaire) ; *8* — son ouverture dans le canal nasal ; *9* — os du crâne ; *10* — canal nasal. D'après Z. Romanenko, A. Tomiline et B. Artémenko

Bien que la disposition des sacs aériens varie selon les espèces, la plupart en possèdent trois paires : la première paire (sacs vestibulaires) est supérieure et s'ouvre dans le canal nasal à 1 cm sous l'évent. La deuxième paire (sacs tubulaires), plus profonde, revêt une forme générale de fer-à-cheval cernant les voies aériennes, et s'ouvre sous le bouchon musculaire principal de l'évent : c'est-à-dire que l'air peut y circuler sans être chassé à l'extérieur. La troisième paire, enfin,(sacs inférieurs) est rattachée à la précédente par des canaux de connexion, et s'ouvre en avant du bord externe des narines osseuses. Plusieurs couches de muscles, capables par leurs contractions de chasser violemment l'air, sont reliés aux sacs aériens et permettent leur jeu complexe aboutissant à l'émission des sons et ultrasons.

2 - Mécanique de l'émission des cliquetis:

Connaissant les structures anatomiques concourant à l'émission, il est maintenant possible de décrire de façon synthétique la production du signal sonar :

Fondamentalement, les cliquetis sont produits par les sacs aériens. LILLY et MILLER (USA, 1962) ont même pu montrer que les fonctions des sacs étaient différenciées, en observant un *tursiops* qui sifflait (communication) par les sacs droits en même temps qu'il claquait (écholocation) par les sacs gauches.

NORRIS a montré que la série de claquements se produit lorsque l'air des sacs supérieurs emplit les sacs moyens puis accède dans les sacs inférieurs. Ensuite le bouchon musculaire s'ouvre afin de permettre un nouveau remplissage des sacs supérieurs. Les claquements émis engendrent des oscillations de résonance dans le système sinus/sacs aériens ; les ultrasons produits sont projetés vers l'avant par le système réflecteur constitué par la partie dense des os du crâne puis ils sont focalisés par la lentille acoustique que constitue le melon ou l'organe du spermaceti. De cette manière, le cétacé peut produire soit un étroit faisceau ultrasonore destiné à une discrimination fine, soit un faisceau large utilisé pour une perception globale. Dans tous les cas, la production se fait en circuit fermé, sans qu'il y ait perte d'air.

* * * * * *

III - L'APPAREIL RECEPTEUR :

1 - Structures anatomiques permettant la réception :

a) Eléments permettant la conduction du signal réfléchi :

Ici encore, ces éléments anatomiques ne sont bien déterminés que chez les odontocètes. Ils seront étudiés sur les exemples des delphinidés et du cachalot.

Chez les chauves-souris, le développement énorme des pavillons auriculaires permet une réception directe des ultrasons et leur concentration vers les éléments nerveux de l'audition. Les cétacés , eux, ne possèdent pas d'oreille externe développée, et leurs conduits auditifs sont situés latéralement ; c'est-à-dire que le signal réfléchi ne les frappe pas directement, et qu'il faut donc qu'interviennent des éléments conducteurs. D'ailleurs, le rôle de l'oreille dans la réception n'est net que chez les delphinidés, car les cachalots semblent posséder un appareil beaucoup mieux adapté et unique dans le monde animal.

** Delphinidés*

NORRIS a montré en 1964 que c'est la mandibule qui transmet les ultrasons à l'oreille interne dans cette famille. Cette théorie a été confirmée en 1968 par BULLOCK et coll. ainsi que Mc CORNICK et coll., par l'étude des modifications subies par les potentiels électriques du limaçon de l'oreille interne en réponse à des stimuli sonores. En effet, la mandibule entre en contact par son extrémité postérieure avec la région auriculaire, dont les parois osseuses sont très minces. La perception des sons par cette voie s'avère six fois meilleure que par le conduit auditif. Toutefois le coefficient de transmission n'est élevé que si le son est reçu avec un angle d'incidence inférieur à 30° C. Ceci explique le fait qu'un dauphin utilisant son sonar hoche sans cesse la tête

latéralement. Le cheminement des ultrasons lors de l'écholocation répond au schéma de la fig. 24 dû à K. NORRIS.

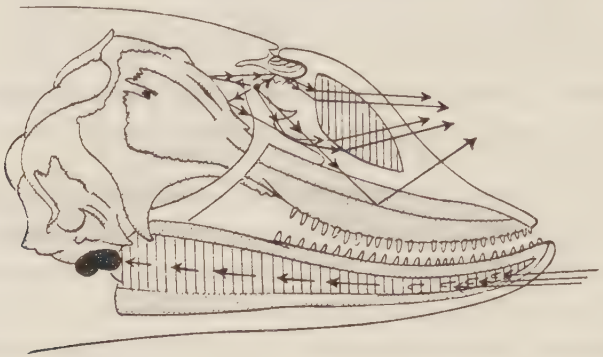


FIG. 24:

** Cachalot :*

Comme il a été souligné plus haut, il semble que ce soit l'organe du spermaceti qui serve d'élément conducteur au signal réfléchi chez le cachalot. Cette opinion est étayée par la découverte par KOZAK (URSS) de formations très particulières à l'intérieur du sac aérien frontal (voir fig.22) qui adhère à la paroi antérieure, concave, du crâne du cachalot. A l'intérieur de ce sac aérien, plus précisément sur sa paroi postérieure, Kozak a mis en évidence un tissu bulleux, formé de 3 à 4.000 bulles de dimensions variant entre celle d'un pois et celle d'un œuf de pigeon. Ces bulles renferment un liquide de nature non encore précisée ; elles sont très richement innervées et leur étude histologique montre un nombre très élevé de cellules réceptrices. Kozak considère ce tissu bulleux comme une véritable rétine acoustique, et il considère la tête du cachalot comme un véritable œil acoustique. Compte tenu des données existantes, cette théorie semble tout à fait cohérente, bien qu'elle soit loin d'être reconnue par tous. C'est pourquoi nous tentons de donner ici une interprétation personnelle dérivée de celle de Kozak du mécanisme de l'écholocation du cachalot: Les cliquetis sont émis par les sacs aériens selon un mécanisme comparable à celui des dauphins. Compte tenu du caractère plus stratifié du sac à spermaceti inférieur, c'est lui qui jouerait le rôle de lentille focalisatrice pour l'émission ; il est d'ailleurs indispensable pour éviter à la fois les interférences et la perturbation des récepteurs sensoriels par la pression acoustique que le son émis n'emprunte pas le même cheminement que le son reçu en écho, qui serait pour sa part transmis par l'intermédiaire du sac supérieur.

Ce sac supérieur jouerait donc à la fois le rôle de lentille (cristallin acoustique) et de corps vitreux en conduisant le son jusqu'à la rétine acoustique constituée par le tissu bulleux du sac aérien frontal. Les structures nerveuses permettraient l'intégration de l'image acoustique directement à partir des stimuli reçus par le tissu bulleux, sans que l'oreille joue un rôle prépondérant.

Cette théorie serait en accord avec le fait que les grands plongeurs doivent nécessairement posséder un sonar de très grande précision en rapport avec leur mode de vie, mais seule une étude anatomique très poussée liée à une expérimentation (bien malaisée à conduire!) permettrait de la confirmer.

Il faut reconnaitre en outre que cette théorie n'est pas en accord avec le développement du nerf auditif du cachalot, qui est le plus important parmi ceux des cétacés.

En complément, notons que DREHER (USA, 1969) a émis une hypothèse voisine sur l'existence d'une rétine acoustique chez les delphinidés, constituée par la peau du melon elle-même. Mais DOUBROVSKI (URSS) estime que pour jouer ce rôle, le tégument devrait porter environ 10^5 récepteurs sensoriels par cm^2. Or les analyses histologiques ne montrent qu'une densité de 10^2 par cm^2, soit à peu près autant que sur la peau humaine.

b) Anatomie de l'oreille :

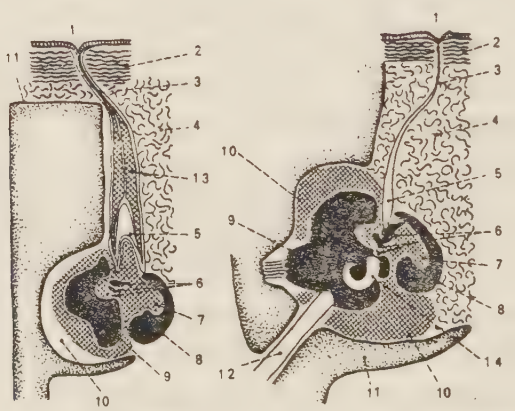
La mythologie grecque abonde en récits selon lesquels les dauphins seraient sensibles à la musique. Dès 390 avant J C, Aristote note que "bien qu'ils n'aient pas d'oreilles visibles, ils peuvent entendre des sons sous l'eau".

Le fait est que tous les cétacés -cachalot compris- possèdent un sens auditif remarquable lié à de nombreuses particularités de l'oreille (fig.25).

Il a été démontré que le fonctionnement de l'ouie des cétacés ne présente rien d'original par rapoort à celui des autres mammifères. Cependant, l'anatomie est adaptée à une audition sous-marine.

L'oreille interne est logée dans l'ostympanal et l'oreille moyenne dans l'os périauriculaire, structures osseuses très compactes. Ces deux os sont rigidement reliés

entre eux et suspendus dans la cavité tympanique par un ligament fibreux. Ils sont isolés de toutes parts par des cavités remplies d'une émulsion bulleuse de graisse, qui amortit toutes les oscillations qui, chez un mammifère terrestre, seraient transmises par le crâne et gèneraient la détermination de la direction d'un signal sonore, que les cétacés sont capables d'apprécier avec une grande précision. Pour les cétacés sauf peut-être le cachalot, l'oreille est l'organe de transcription des stimuli sonores d'écholocation comme l'atteste également le développement gigantesque des nerfs auditifs. Les trois osselets classiques (marteau, enclume, étrier) sont spécialisés dans la réception des ultrasons, surtout chez les odontocètes, mais permettent la réception d'une bande sonore très large. Ils sont petits et durs, leur poids spécifique est 1,5 fois plus élevé en moyenne que chez l'homme. En milieu aquatique, l'amplitude d'une onde sonore est diminuée d'environ 60 fois par rapport à la même onde dans l'air, mais la pression qu'elle exerce augmente d'autant. En réponse à ceci, l'amplitude du mouvement de l'étrier de l'oreille des cétacés augmente de près de 30 fois par rapport à l'amplitude des mouvements de la membrane tympanique, mais elle diminue d'intensité en proportion.



Oreille des cétacés :

a — des baleines à fanons ; *b* — des baleines à dents ; *1* — orifice auditif externe ; *2* — couche de lard sous-cutané ; *3* — conduit auditif et sa partie ossifiée ; *4* — tissu conjonctif ; *5* — membrane tympanale ; *6* — osselets (marteau, enclume, étrier) ; *7* — cavité tympanale ; *8* — os tympanal (bulla) ; *9* — os pétreux ; *10* — espace rempli de mousse ; *11* — os crâniens ; *12* — nerf acoustique ; *13* — bouchon de l'oreille ; *14* — limaçon (d'après P. W. Reyzenbach de Haan et Purves)

FIG. 25:

c) Structures permettant l'interprétation des stimuli ultrasonores :

*Nerf auditif (VIII)

Comme chez les mammifères en général, les fibres cochléaires et vestibulaires se séparent et arrivent au cerveau sous forme de branches séparées. Toutefois, au moins chez certaines espèces, la branche cochléaire représente 90 % du volume total.

Le nerf acoustique atteint un développement très important, et son importance fonctionnelle est confirmée par l'étude du nombre de fibres : celui-ci varie de 84.300 (*Phocoena*) à 112.500 (*Tursiops*), 179.000 (*Megaptera*) et 214.500 (*Physeter*). Le chat quand à lui en compte 50.000 et il est réputé pour avoir une ouie très fine.

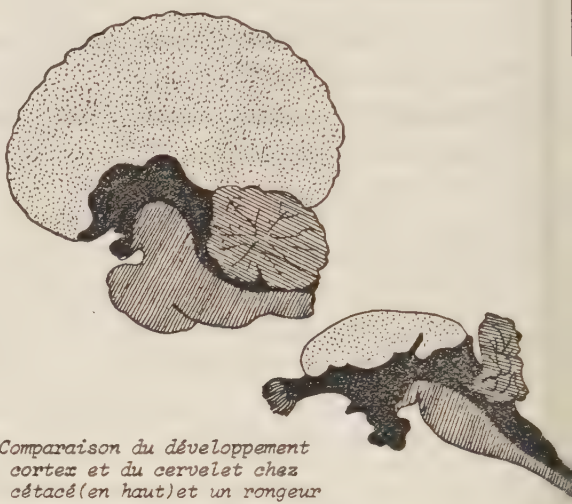
Il est extrèmement probable que ce très important développement du nerf auditif est en relation directe avec la capacité d'analyse du signal sonar. Les chiroptères montrent d'ailleurs un développement comparable. Notons ici que le nerf trijumeau (V) des cétacés est également très developpé quoiqu'à un moindre degré, en rapport avec une innervation sensori-motrice de la tête très importante, qui vient compenser la perte du sens de l'odorat, et étayer la théorie de DREHER (cf. ante) de la "rétine acoustique cutanée" des dauphins.

*Encéphale : (fig. 26)

L'encéphale des cétacés a fasciné les anatomistes pendant bien des années, tant il est vrai qu'il montre un grand nombre d'adaptations qui n'ont d'ailleurs pas toujours été correctement interprétées. En particulier, l'examen macroscopique externe du cerveau d'un cétacé montre un développement considérable du cortex avec de nombreuses et profondes circonvolutions. Au vu de ce seul caractère et par analogie avec le cerveau humain, certains ont immédiatement déduit que les cétacés, et les dauphins en particulier, étaient des animaux supérieurement intelligents. Un tel raisonnement est primaire et inadmissible émanant d'un scientifique. Car il est illogique de comparer des structures cérébrales d'animaux aussi spécialisés que les cétacés à celles de mammifères terrestres. De plus, s'il est vrai que l'aire corticale des dauphins est plus importante que celle de tout autre mammifère, l'homme mis à part,

n'aurait-il pas été sage de discuter tout d'abord sur la qualité de ce cortex ? car les données comportementales des cétacés ne sont pas du tout en faveur d'une intelligence supérieure: le chimpanzé est manifestement plus intelligent que le dauphin, dont les capacités psychiques peuvent être au mieux comparées à celles du chien.

a:Tursiops:Encéphale
Coupe longitudinale(d'après PILLERI)



b:Comparaison du développement du cortex et du cervelet chez un cétacé(en haut)et un rongeur (en bas)(d'après DUDOK van HEEL)

FIG.26:

Ceci n'enlève rien au caractère étroitement spécialisé du cerveau des cétacés. Ainsi, en relation avec l'écholocation, on observe -comme chez les chiroptères- un développement très important des aires acoustiques dans un rapport de 4 à 5 fois en regard des aires visuelles qui ne sont cependant pas diminuées par rapport à celles des mammifères terrestres, et ceci aussi bien chez les odontocètes que chez les mysticètes. L'étude microscopique montre que les zones corticales acoustiques classiques, si elles sont plus importantes que celles des autres mammifères par la profondeur et le nombre des circonvolutions, ne montrent pas une plus grande richesse en neurones: c'est dans les zones sous-corticales que sont localisés les centres auditifs de l'écholocation.

Plus encore que tout autre élément anatomique, l'existence de ces systèmes auditifs encéphaliques nous démontre que les cétacés possèdent une véritable "vision acoustique", ce dont la connaissance de leur écologie ne nous permettait déjà pas de douter ; le sens acoustique est dominant, il doit correspondre pour un cétacé à ce que la vue représente pour un autre mammifère. Il ne faut sans doute pas chercher plus loin la raison du grand développement des hémisphères cérébraux.

2 - Intégration des stimuli et formation de l'image acoustique.

L'étude synthétique des données précédentes nous conduit maintenant à tenter d'imaginer, de manière fatalement imprécise et hypothétique, quelle peut être la qualité de l'image acoustique qu'un cétacé peut obtenir au moyen de son sonar.

Tout d'abord, cette image doit varier quant à sa qualité lorsque l'on passe des mysticètes -s'ils sont capables d'en former une- aux delphinidés, et des delphinidés au cachalot. La troisième partie de cette étude mettra d'ailleurs mieux en évidence les différences existant entre les sonars des divers groupes.

L'expérience nous oblige à admettre que le pouvoir de discrimination du sonar d'un delphinidé est déjà surprenant : il est en effet capable de distinguer des billes de plomb de diamètres à peine différents ; il ne confond pas le cuivre et l'aluminium et peut localiser un petit poisson devant un mur de béton qui lui renvoie pourtant un écho infiniment plus fort(NORRIS et EVANS).Comme tous les mammifères, les cétacés possèdent une audition binauriculaire qui doit leur permettre d'analyser très finement, et de manière "stéréoscopique" leur environnement. Si les théories concernant l'œil acoustique du cachalot sont justes, cet animal doit posséder une vision acoustique tridimensionnelle dont le manque de pouvoir séparateur par rapport à la vision optique doit être dans une certaine mesure compensé par la grande capacité des centres analyseurs de l'encéphale; chez les delphinidés, il ne s'agirait pas d'une véritable "image" mais les informations acoustiques seraient traduites comme telles par l'encéphale. Somme toute, il ne parait pas déraisonnable de se représenter l'espace acoustique des cétacés comme peuplé d'images en relief, sans nuances colorées, plutôt floues eû égard aux propriétés des ultrasons (cf. ante) et devenant de plus en plus globales avec l'éloignement. Un fait indubitable en tous cas, est que cet espace est suffisamment net pour que le cétacé puisse capturer une proie rapide dans l'obscurité totale des grands fonds.

La connaissance sommaire de la biologie des cétacés et de la biophysique de l'écholocation permet maintenant d'envisager l'étude synthétique dans quelques espèces particulières, ce qui constitue l'objet principal de la troisième partie.

* * * * * *

TROISIEME PARTIE

ETUDE DYNAMIQUE :

Les cétacés et leur sonar dans le milieu naturel.

Il est possible également de sortir l'animal de l'aquarium à condition de maintenir sa peau humide et de ne pas le laisser trop longtemps dehors pour éviter qu'il ne s'étouffe sous l'influence de son propre poids, par compression de sa cage thoracique qui n'est pas rigide. Moyennant ces précautions, on peut étudier directement l'émission au moyen d'un microphone capable de recueillir les ultrasons (PURVES et coll.) Ce sont des études directes qui ont permis d'élucider le mécanisme de production du signal sonar, ainsi que sa nature.

b) méthodes en bassin :

Les méthodes d'étude en bassin ne sont limitées que par l'imagination des expérimentateurs, et seules quelques unes seront citées ici à titre d'exemple.

Tout d'abord, la conception de microphones, dits hydrophones, pouvant enregistrer les sons sous l'eau a permis l'étude de l'émission sonar d'un petit cétacé en captivité. Ceci a conduit tout d'abord à la réalisation des sonogrammes caractéristiques de différentes espèces observables ; du même coup, il a été possible d'observer comment le cétacé module son émission en fonction des obstacles ou des objets qu'il repère. Une première approche du fonctionnement précis du sonar lors de la discrimination d'un objet, par exemple, a de la sorte été réalisée. Mais il a été possible, en plus de cette étude de l'émission, de réaliser des protocoles expérimentaux permettant de comprendre de quelle façon l'animal traitait les informations recues :

Ainsi peut-on étudier la détection d'un objet de petites dimensions devant un obstacle (LEVY, fig.27).

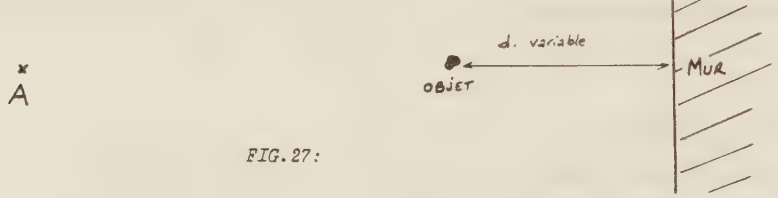


FIG. 27:

L'animal, les yeux masqués, est lâché en A - on le dresse à toucher l'objet qui est placé d'abord à bonne distance du mur - puis on diminue petit à petit la distance d jusqu'à ce qu'il ne détecte plus l'objet.

On peut également mesurer l'évaluation de la vitesse radiale d'un objet par le dauphin, en le dressant à poursuivre une cible au moment où elle commence à s'éloigner ou à se rapprocher, et en faisant varier la vitesse.

En outre, l'utilisation d'échos artificiels variables permet d'étudier quelle est la nature des signaux utilisables comme information par les cétacés.

Enfin, et de façon synthétique, l'efficacité du sonar a pu faire l'objet d'expériences en particulier en ce qui concerne la taille, la nature et la forme géométrique des objets détectables.

L'étude du sonar en laboratoire constitue donc un élément essentiel et irremplaçable de la connaissance des mécanismes fondamentaux. Mais les protocoles expérimentaux reposent pour la plupart sur les possibilités de dressage des animaux, ce qui constitue un facteur limitant supplémentaire ; en effet, tous les cétacés ne sont pas aussi doués que les dauphins sélectionnés que l'on présente dans les zoos marins !

2 - Etudes en milieu naturel :

Si l'étude en laboratoire permet seule d'expliquer la physiologie de l'écholocation, les données recueillies en milieu naturel restent d'une utilité incomparable :

- pour l'étude des relations entre le sonar, la communication et le mode de vie des petits cétacés,
- parce qu'elles constituent les seuls éléments d'étude du sonar des grands cétacés dont la capture n'est pas sérieusement envisageable, ne serait-ce que pour des raisons financières.

L'essentiel de cette étude consiste à recueillir sur bandes magnétiques les signaux sonars des différentes espèces, l'analyse précise se faisant en laboratoire. Le matériel utilisé en mer est simple puisqu'il consiste en un jeu d'hydrophones calibrés pour les fréquences à étudier, reliés à un amplificateur, lui même connecté à un casque d'écoute et à un magnétophone. La principale difficulté consiste à approcher d'assez près les cétacés pour effectuer des mesures correctes ; il est nécessaire alors de les identifier précisément, et de vérifier si possible que plusieurs espèces ne sont pas présentes dans le champ de l'hydrophone, ce qui fausserait les données.

BEAMISH (U S A, 1974), quant à lui, utilise une méthode originale d'étude de l'émission acoustique des mysticètes, puisqu'il réalise ses mesures :

- soit sur des baleines accidentellement retenues prisonnières dans des filets de pêcheurs,
- soit sur des baleines surprises par la prise en glace de l'eau de mer dans les régions nordiques (Canada) et ainsi immobilisées pour un temps variable.

Les éléments qu'il a pu collecter de cette façon seront particulièrement précieux pour la discussion ultérieure de l'existence d'un sonar chez les mysticètes.

Les méthodes expérimentales ont permis à ce jour de recueillir un grand nombre de données permettant de décrire les particularités du sonar de la plupart des espèces et même de proposer une classification des types de sonar en relation avec l'écologie des odontocètes.

* * * * * *

II - UTILISATION de L'ECHOLOCATION par les CETACES DANS LEUR MILIEU NATUREL :

La partie consacrée à la biophysique a permis d'évoquer les grandes lignes du fonctionnement du sonar animal. Il est maintenant possible d'en envisager les particularités spécifiques, sur les modèles des espèces les plus étudiées.

1 - ODONTOCETES :

L'étude de l'écholocation chez les odontocètes vivants a démontré que toutes les espèces possèdent un sonar. Si des variations existent d'une espèce à l'autre en ce qui concerne les fréquences utilisées, les caractéristiques d'utilisation restent constantes. Elles seront donc étudiées sur l'exemple du dauphin souffleur.

a) Delphinidés :

* Dauphin souffleur : (*Tursiops truncatus*)

Fréquences utilisées : Les signaux d'écholocation varient entre 4 et 170 k Hz chez *Tursiops*.

Le cliquetis émis par le dauphin possède une composante audible pour l'homme ; la succession des cliquetis est donc perçue par l'oreille humaine, comme un son aigrelet allant du bruit de crécelle jusqu'au sifflement, en passant par le bruit de porte qui grince. Il a été démontré que ce dauphin n'entend les sons que jusqu'à 150 k Hz. Les cliquetis sont émis de 30 fois par seconde jusqu'à 800 fois par seconde.

La figure 28 montre l'allure d'un sonogramme d'écholocation de *Tursiops*, dans lequel on a enregistré graphiquement la fréquence en fonction du temps. La structure

en cliquetis apparait de manière frappante sur ce type de traduction graphique du signa
sonar.

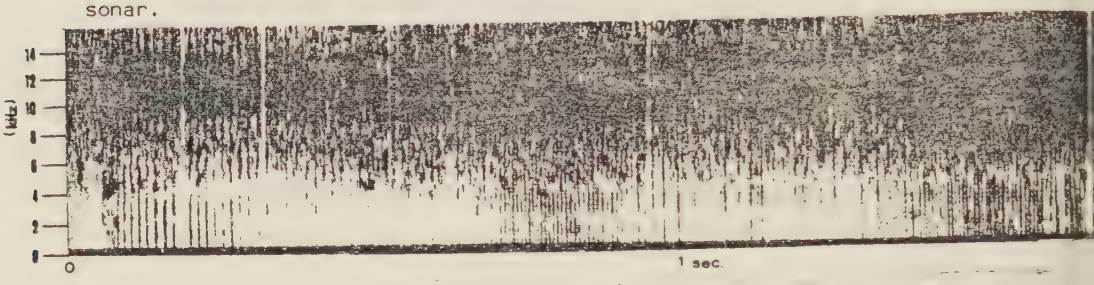


FIG.28:Sonogramme de Tursiops(d'après NORRIS et EVANS)

Caractéristiques du sonar :

Le sonar du grand dauphin souffleur est du type à composante unique ; il est capable d'émettre deux types de signaux de façon non simultanée :

- un signal de fréquence relativement basse (supérieure à 4k Hz) émis en un faisceau très large et à longue portée : au moins 400 mètres, mais ne permettant qu'une information grossière (voir deuxième partie).

- un signal à haute fréquence formant un faisceau étroit, de faible portée mais de haut pouvoir discriminant.

Lorsque le dauphin nage calmement, de jour, il émet de temps en temps des cliquetis à un rythme de 30 à 50 par seconde. Si le signal est renvoyé en écho par un obstacle -un poisson par exemple- le dauphin localise immédiatement la direction de l'écho en même temps qu'il identifie l'objet. Le rythme de ses cliquetis augmente alors. Si la proie convient au dauphin, il fonce vers elle en augmentant à la fois la fréquence du son émis et le nombre de cliquetis par seconde, qui atteint couramment 500. En même temps, l'animal fait osciller sans cesse sa tête latéralement, pour balayer l'espace avec son faisceau sonar. Après la capture du poisson, le rythme des cliquetis redevient lent et la fréquence plus basse pour permettre à nouveau la localisation à longue distance.

Lorsqu'il chasse en groupe, le dauphin reçoit à la fois ses propres échos sonar et les émissions de ses congénères. Ses capacités de discrimination n'en sont pas altérées pour autant, car chaque animal est capable de reconnaitre son registre ultrasonor qui est donc une caractéristique de l'individu.

Un dauphin, et plus généralement un cétacé nouveau-né n'utilise pas l'écholocation : Il semble que l'usage du sonar nécessite un long apprentissage. Pendant les premiers mois de sa vie, le jeune cétacé doit emmagasiner des informations sur la signification des signaux complexes reçus. DUDOK van HEEL rapproche d'ailleurs le grand développement du cortex cérébral à la nécessité manifeste de stocker un nombre particulièrement élevé de données de base pour pouvoir utiliser le sonar. HERMAN et THOMPSON ont en outre montré en 1977 que les dauphins possèdaient une très grande faculté de mémorisation de séries de sons. Mis à part le caractère à une composante, qui peut être remplacé selon les espèces par un type à deux composantes, le modèle exposé ici semble pouvoir être étendu à tous les odontocètes.

* Autres espèces :

Il serait inutile et fastidieux d'exposer ici les caractéristiques de fréquences des sonars de tous les autres dauphins. A titre de comparaison, la fig. 29 montre le sonogramme d'un dauphin commun (*Delphinus delphis*) qui est très voisin de celui du marsouin commun (*Phocoena phocoena*).

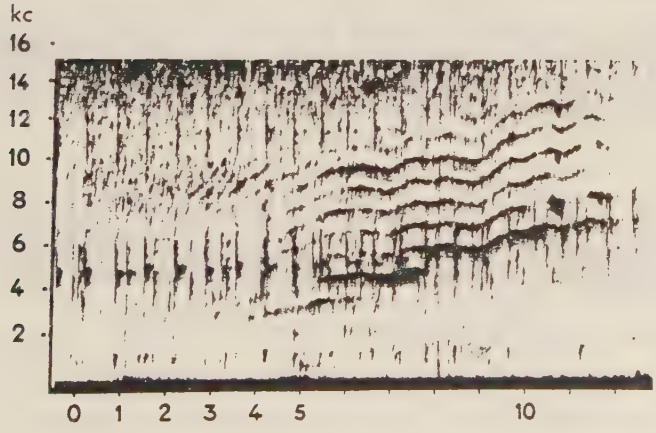


FIG. 29: Cliquetis d'echolocation de D. delphis mélangés à des sifflements de communication. Base de temps: 0,05s (d'après POULTER)

L'étude acoustique du sonar de l'orque, dont les caractéristiques sont peu différentes permet d'obtenir un sonogramme représenté fig. 30.

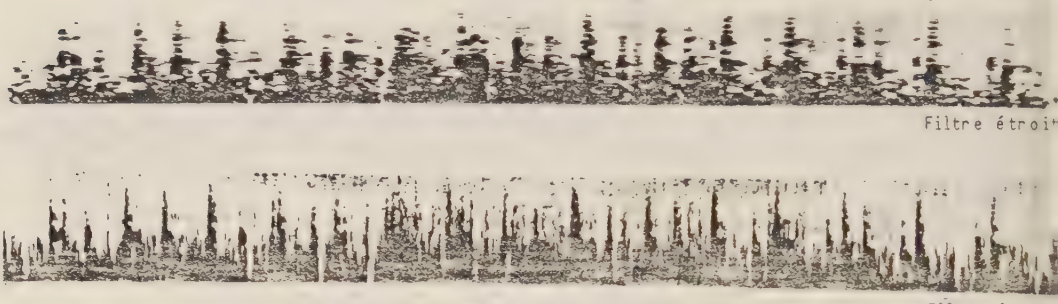


FIG.30:Sonogramme de Orcinus(d'après POULTER)

b) Platanistidés :

Pour représenter cette famille, seul l'exemple de l'inie amazonienne sera abord ici.

• Nature du sonar :

Le sonar de l'inie, comme celui de *Tursiops* et de tous les dauphins d'eau douce ne possède qu'une seule composante, à savoir le signal à haute fréquence. C'est le signal sonar "de base" (Basic) selon le terme de DUDOK van HEEL.

La fig. 31 montre le sonogramme de *Inia*.

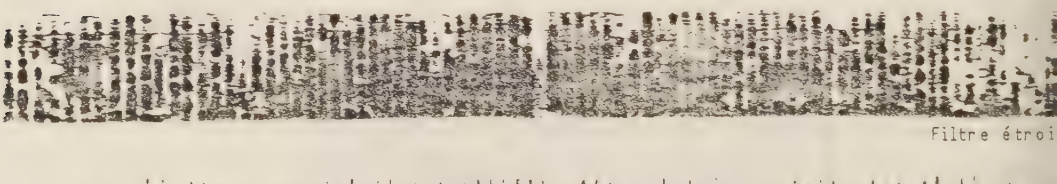


FIG.31:Sonogramme de Inia(d'après POULTER)

• Caractéristiques :

Le signal d'écholocation de l'inie est constitué par une longue série de cliquetis bien individualisésquoique très rapprochés dans le temps. La fréquence utilisée varie approximativement entre 20 et 75k Hz.

c) Delphinaptéridés :

Rappelons que selon la classification la plus récente, le bélouga est le seul représentant de la famille.

• Nature et caractéristiques du sonar :

Chez *Delphinapterus*, on observe un sonar à haute fréquence avec une dominante de 60k Hz ; mais le signal ultrasonore du cliquetis est constamment suivi par une composante à 1,6k Hz pendant au moins 6 millisecondes : C'est un exemple de sonar à double composante, qui semble s'observer chez les espèces côtières comme il sera exposé plus loin. Chez ces cétacés les deux composantes sont donc émises simultanément, contrairement à ce qu'on observe chez le dauphin. La fig. 32 montre le sonogramme d'un cliquetis isolé chez cette espèce.

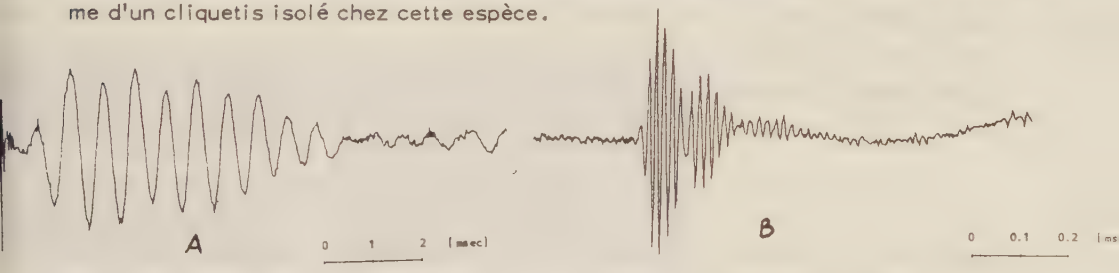


FIG.32:Cliquetis de Delphinapterus;A:complet.B:Composante à haute fréquence isolée.(d'après KAMMINGA et coll.)

Le bélouga semble donc équipé d'un système sonar particulièrement sophistiqué. Ses possibilités spectaculaires de modifier la forme de son melon lors de la focalisation du signal émis ont déjà été mentionnées (cf.ante). La richesse des sons qu'il est capable de produire est d'ailleurs à l'origine du surnom que les marins lui ont donné : "canari de mer".

d) Physeteridés :

Dans cette famille, seules sont connues les caractéristiques du sonar du cachalot, les autres espèces étant extrêmement rares.

• Nature du sonar :

Le cachalot, ainsi que tous les cétacés pélagiques(c'est-à-dire de haute mer), possède un sonar à une seule composante.

La fig. 33 représente le sonogramme du signal du cachalot, ainsi que celui d'un cliquetis isolé.

• Caractéristiques :

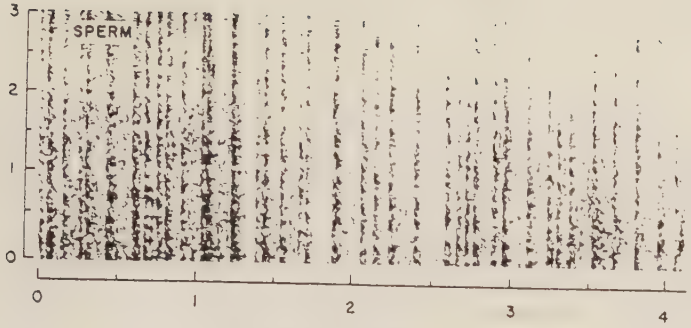
L'émission sonar du cachalot est très puissante, puisqu'elle s'entend à plusieurs kilomètres. Les cliquetis du cachalot sont conformes à la structure des signaux sonars artificiels et animaux en général. Cependant, les fréquences utilisées varient de 200 à 14 k Hz seulement. De plus, le nombre de cliquetis émis par seconde ne dépasse pas 40. Ceci n'est pas en accord avec l'évidence apportée par le mode de vie de cet animal de l'existence chez lui d'un sonar d'une précision extraordinaire. Cette bande de fréquence est-elle liée aux grandes profondeurs et/ou à la structure hypothétique de l'œil acoustique ? Bien des choses restent à découvrir en ce qui concerne le sonar du cachalot.

BUSNEL et DZIEDZIC ont montré que le cliquetis possédait, chez cette espèce outre sa fonction d'écholocation, une composante de communication, qui se retrouve aussi chez les dauphins.

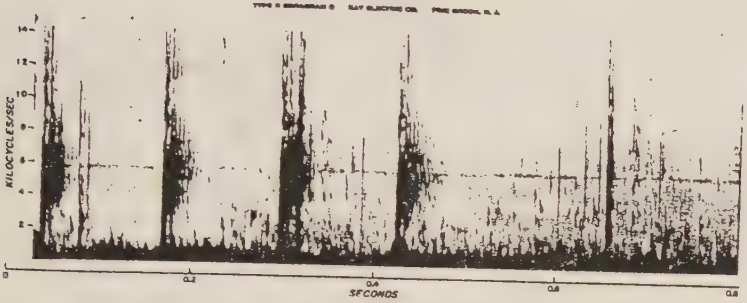
En particulier, un cachalot blessé introduit dans son train de cliquetis une "fréquence de détresse". Il existe également des composantes d'alarme . On a d'ailleurs montré que celles-ci n'entrainent des réactions de fuite dans le troupeau qu'en fonction de la position sexuelle et sociale de l'émetteur.

Le caractère spécifique à chaque individu du signal émis par le cachalot est particulièrement net lorsqu'on observe les sonogrammes de cliquetis isolés de deux individus différents (fig.33).

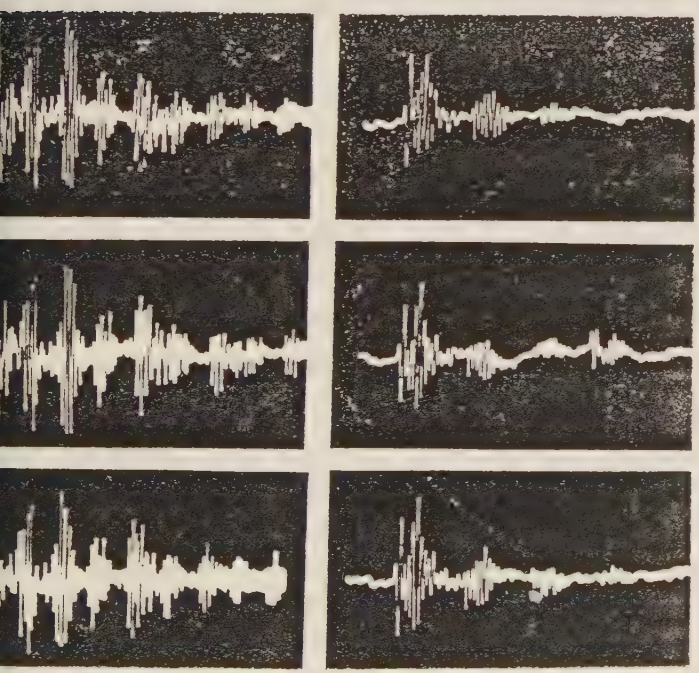
Il serait intéressant de comparer le sonar du cachalot avec celui des hyperoodons, car les modes de vie de ces espèces sont comparables. Malheureusement, les données concernant la deuxième ne sont pas disponibles.



A : sonogramme de cachalot: clicks à 3 kHz



B : Clicks de cachalot à 14 kHz



Specimen 1 Specimen 2

C : Succession de clicks enregistrés à l'oscillographe montrant la similitude des clicks chez un même individu (verticalement) et la différence entre deux specimen.

FIG. 33 (d'après BACKUS et SCHEVILL)

Dans le milieu aquatique, plus encore que dans l'air, la pression exercée par les ondes sonores sur un objet est sensible : C'est pourquoi les céphalopodes, dont se nourrit principalement le cachalot, sont sans doute capables de percevoir l'approche d'un cétacé. De la même façon que les noctuelles répondent aux ultrasons de la chauve-souris par un comportement de fuite, on peut penser que les céphalopodes peuvent associer le fait d'être exposés à un faisceau ultrasonore à un comportement visant à la sauvegarde de l'espèce. A ce propos, HARRISON MATTHEWS suggère que le jet d'encre des céphalopodes pourrait avoir pour fonction principale la création d'un écho radar, d'un brouillage qui tromperait les cétacés teutophages. Cette hypothèse serait facile à vérifier par une expérience simple ; elle semble cohérente : alors que l'on comprend mal la fonction du jet d'encre par un céphalopode attaqué au grand jour -cette "encre" ne peut ni aveugler l'adversaire, ni même dissimuler le poulpe ou le calmar qui l'émet alors qu'il fuit et donc s'en éloigne immédiatement, s'exposant aussitôt au regard de ses prédateurs- la fonction de ce nuage deviendrait très claire si l'on démontrait qu'elle peut renvoyer des ultrasons en écho. Il faut reconnaitre malgré tout qu'un argument venant à l'encontre de cette théorie est le fait que la plupart des céphalopodes peuvent émettre un jet d'encre, même ceux qui ne sont pas habituellement chassés par les cétacés.

2 - MYSTICETES :

Les opinions restent partagées quant à l'existence d'un sonar chez les baleines à fanons. Il est vrai que jusqu'à ce jour, rien ne permet d'en affirmer formellement l'existence. Néanmoins, on trouvera ici réunis certains éléments qui concourent à suspecter fortement l'utilisation de l'écholocation par les mysticètes.

a) Données anatomiques :

L'examen des structures céphaliques d'un mysticète (fig.34) ne montre pas de formation comparable au melon des odontocètes.Cependant, les pinnipèdes par exemple n'en possèdent pas non plus, et pourtant l'existence et les performances de leur sonar ont été démontrées. Rien n'interdit de supposer que les structures osseuses de la tête des mysticètespossèdent les mêmes propriétés de conduction des ultrasons que celles des odontocètes. Malheureusement, l'analyse radiographique poserait des difficultés

importantes, et elle seule pourrait mettre en évidence des zones de densité osseuses réfléchissantes. A défaut de ceci, on reconnait l'existence de sinus dans la partie antérieure du rostre, qui pourraient avoir les mêmes fonctions que ceux des odontocètes.

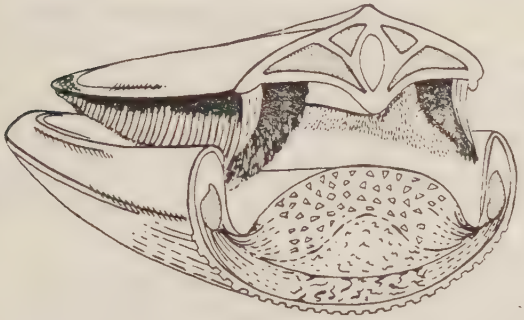


FIG.34:

Diagramme de la tête d'un baleinoptère en section transversale (portion antérieure)

(d'après HARRISON MATTHEWS)

L'oreille des mysticètes, bien qu'elle semble plus spécialisée dans la réception de fréquences basses que celle des odontocètes, est très complexe et capable de percevoir les ultrasons.

Leur nerf acoustique est extrèmement développé, plus encore que celui des dauphins : 153.000 fibres pour *Balaenoptera*, 179.000 pour *Megaptera* contre "seulement" 112.000 pour le dauphin souffleur et 84.000 pour le marsouin.

Enfin, les aires d'intégration acoustique de l'encéphale semblent aussi développées chez les mysticètes que chez les odontocètes.

b) Données écologiques :

Le mode de vie des mysticètes (cf. ante) montre que la nécessité d'un sonar ne s'impose pas de façon si cruciale que pour le cachalot par exemple, bien que les baleines descendent parfois pêcher le plancton assez profondément pour que la lumière ne pénètre plus. Certains auteurs ont vu dans la petite taille des proies des baleines à fanons (Krill et petits poissons) une preuve de l'impossibilité d'utiliser l'écholocation, dont la précision ne serait pas suffisante pour de si petits organismes. C'est oublier que ce zooplancton se déplace par bancs énormes, formant une masse bien suffisante pour renvoyer un écho sonar global.

Malgré celà, il faut préciser que le plancton lui-même est extrèmement bruyant. Certaines crevettes comme *Crangon* ou *Synalpheus* émettent des bruits d'une fréquence de 2 à 20k Hz, avec un pic à 3k Hz (POULTER) qui peuvent sans conteste être perçus par les cétacés (DUDOK van HEEL). Ce dernier point semble écarter la nécessité de l'usage du sonar en ce qui concerne la recherche de la nourriture.

Nous verrons bientôt que certains échouages d'odontocètes peuvent s'expliquer par une erreur de navigation, au cours de laquelle, dans certaines conditions, le sonar est mis en défaut. Quoi qu'en dise DUDOK van HEEL, ce type d'échouage ne semble pas réservé aux seuls odontocètes et les témoignages de baleines à fanons venant s'échouer, en plein jour, sur des zones littorales en pente douce ne sont pas exceptionnels. Ceci pourrait être comme chez les odontocètes, en rapport avec une défaillance d'un système sonar hypothétique.

c) Données acoustiques :

R. et K. PAYNE ont étudié depuis 1968 les vocalisations de la baleine à bosse, et ont à ce propos commercialisé en 1970 un enregistrement sonore disponible en Franc

Deux choses ressortent nettement de son écoute attentive : tout d'abord, les baleines à bosse sont capables d'émettre dans la bande audible des sons en cliquetis, évoquant les signaux sonar à basse fréquence des odontocètes. Ensuite, la fréquence émise montre des phases de montée en flèche jusqu'à dépasser la bande audible, c'est-à-dire à plus de 20.000 Hz.

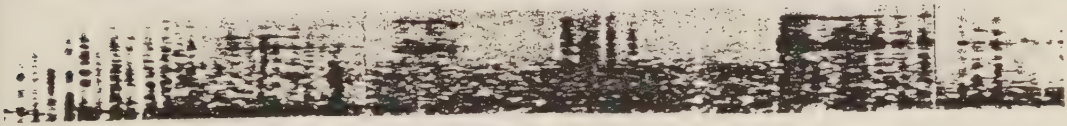
L'enregistrement et l'analyse des sons émis par les mysticètes confirment ces observations. Les sonogrammes de tous les mysticètes, sans exception, montrent que des structures en cliquetis coexistent avec des signaux de communication.

La fig. 35 représente les sonogrammes de la baleine à bosse, du rorqual bleu et de la baleine du Groenland.

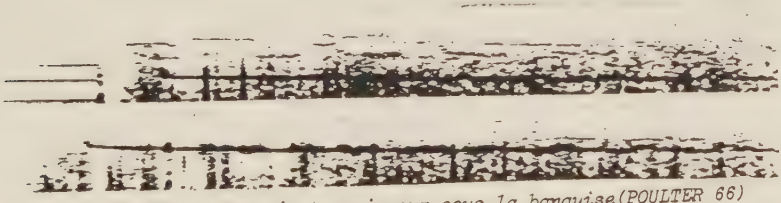
L'analyse acoustique a montré que le rorqual bleu utilisait les fréquences les plus élevées : jusqu'à 30k Hz, et ses cliquetis semblent donc plus aigus que ceux du cachalot lui-même (BEAMISH et MITCHELL, 1971).

En ce qui concerne l'écholocation des mysticètes, BEAMISH a pu obtenir des résultats intéressants en 1974, au Newfoundland (Canada). Dans cette région, il arrive que des baleines s'approchent trop près de la côte lorsque les conditions météorologiques sont mauvaises, et qu'elles restent -le plus souvent temporairement- immobilisées par les glaces. En ces circonstances, BEAMISH a pu étudier l'émission de la baleine bleue dans des conditions quasiment comparables à celles du laboratoire.

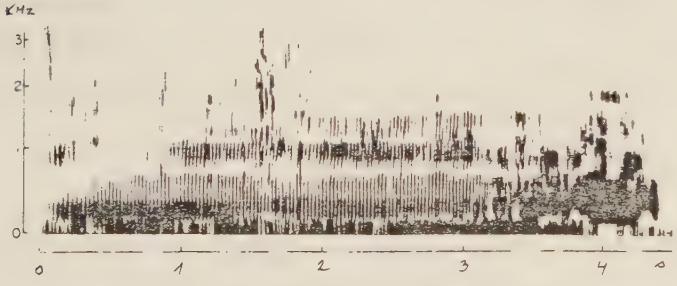
Il a ainsi confirmé la structure en cliquetis du signal du grand rorqual, et a montré les hautes fréquences atteintes par celui-ci. L'analyse directionnelle des cliquetis a démontré, au moyen de sthétoscopes et de microphones disposés en différents points de la région céphaliques, que les composantes à haute fréquence sont projetées vers l'avant de l'animal depuis la pointe de la tête.



A:Balaenoptera musculus(POULTER 66)



B:Balaena mysticetus:signaux sous la banquise(POULTER 66)



C:Megaptera novae-angliae(BEAMISH 75)

FIG.35:Sonogrammes de mysticètes montrant des signaux sonores en cliquetis

De tous ces éléments, la plupart sont donc en faveur de l'existence d'un véritable sonar chez les mysticètes. Il est peut être néanmoins prématuré d'avancer une conclusion définitive.

A côté de ces signaux à haute fréquence, de nombreux auteurs ont montré que les mysticètes ont la particularité d'émettre des sons très graves(avec une dominante de 20 à 200 Hz dans beaucoup d'espèces), qui peuvent porter à plusieurs dizaines de kilomètres en mer.(A cet égard le signal sonore des cétacés est le plus puissant de tous ceux émis dans le règne animal); on s'accorde à penser que ces signaux, outre une fonction de communication, jouent un rôle d'écholocation très rudimentaire dans l'audible, l'écho indiquant au cétacé la profondeur du lieu ou il se trouve ou la distanc de la côte.

3 - Relation entre les types de sonar et l'écologie des odontocètes.

DUDOK van HEEL, en 1981, a établi une correspondance partielle entre le mode de vie et les composantes du sonar.En s'inspirant fortement de ses conclusions, et en les simplifiant,il a été possible d'établir le tableau ci-après.

<table>
<tr><td>CLASSIFICATION ECOLOGIQUE
CLASSIFICATION SYSTEMATIQUE</td><td>ESPECES PELAGIQUES</td><td colspan="3">ESPECES COTIERES</td><td>ESPECES FLUVIATILES</td></tr>
<tr><td></td><td></td><td>vivant au large</td><td>vivant près du littoral</td><td>d'estuaires</td><td></td></tr>
<tr><td>PLATANISTIDES</td><td></td><td></td><td></td><td></td><td>Platanista - Inia - Lipotes - Pontoporia</td></tr>
<tr><td>PHYSETERIDES</td><td>Physeter</td><td></td><td></td><td></td><td></td></tr>
<tr><td>ZIPHIIDES</td><td>Ziphius
Mesoplon</td><td></td><td></td><td></td><td></td></tr>
<tr><td>DELPHINAPTERIDES</td><td></td><td></td><td colspan="2">Delphinapterus **</td><td></td></tr>
<tr><td rowspan="6">DELPHINIDES</td><td colspan="3">Lagenorhynchus</td><td></td><td></td></tr>
<tr><td></td><td></td><td colspan="2">Phocoena **</td><td></td></tr>
<tr><td>Delphinus
Stenella</td><td>Steno</td><td></td><td></td><td></td></tr>
<tr><td colspan="3">Orcinus</td><td></td><td></td></tr>
<tr><td></td><td colspan="3">Tursiops</td><td></td></tr>
<tr><td></td><td></td><td colspan="2">Sotalia **</td><td></td></tr>
<tr><td>TYPE de SONAR</td><td colspan="2">A UNE</td><td colspan="2">A DEUX COMPOSANTES</td><td>A UNE</td></tr>
</table>

Ainsi, le fait que seules des espèces vivant très près des côtes et au voisinage des estuaires possèdent un sonar à deux composantes est-il clairement mis en évidence: DUDOK van HEEL estime que le signal sonar de ces cétacés est capable d'explorer simultanément et de façon précise l'environnement immédiat (pour la poursuite d'une proie par exemple) et l'environnement plus lointain, en particulier la proximité de la côte, ce qui limite pour l'animal les risques d'échouage qui le conduiraient à la mort. Par contre, les espèces fluviatiles et pélagiques possèdent un cliquetis à une seule composante, et ne peuvent donc pas émettre simultanément des hautes et basses fréquences. Ils doivent alors "choisir" en fonction de leur situation instantanée la discrimination précise à courte distance ou le repérage de l'espace plus lointain.

Les témoignages montrent une fréquence d'échouages plus élevée pour les espèces pélagiques qui ne possèdent pas de sonar à deux composantes. Les circonstances précises de ces échouages seront exposées ci-après.

* * * * * * *

III - PATHOLOGIE DE L'ECHOLOCATION : LES ECHOUAGES DE CETACES :

Dans certaines circonstances, le sonar fait défaut au cétacé, soit que ses supports anatomo-physiologiques soient perturbés par une affection locale ou générale soit que les conditions extérieures ne permettent plus son utilisation. Dans tous les cas, le défaut de repérage du littoral par un cétacé peut conduire à son échouage, qui aboutit à la mort de l'animal ; la mort peut survenir soit par coup de chaleur avec œdème méningé si la température extérieure est élevée, soit par étouffement : un cétacé renversé sur le côté par les vagues dans une zone de profondeur insuffisante ne peut pas se retourner, et il aspire de l'eau et du sable par son évent. Même s'il reste en position ventrale, son poids lui comprime les poumons et finit par l'étouffer.

En majorité, les échouages sont dus à une déficience du sonar. Mais un certain nombre d'échouages sporadiques, dont il ne sera pas question ici, peuvent évidemment reconnaitre d'autres causes, telles que blessures, maladies ou mort naturelle. Mais dans ces cas, ce sont des cétacés déjà morts ou agonisants qui sont drossés sur les côtes. Au contraire, dans le cas d'erreurs d'écholocation, on voit se jeter sur les plages des animaux bien vivants et le plus souvent en parfait état général

1 - Nature des Echouages

a) Echouages en masse :

La mention de tels accidents remonte à l'antiquité et a toujours intrigué les observateurs. Les témoignages sont innombrables qui relatent ce que l'on a longtemps décrit comme un suicide collectif de cétacés.

C'est ainsi qu'en 1784, un troupeau de cachalots pénétra dans la baie d'Audierne alors que la marée était haute et que soufflait un grand vent du Sud-Ouest. 32 animaux s'échouèrent, qui restèrent en vie plusieurs jours ; leurs cris pouvaient être entendus à une lieue (4 km) à la ronde. Plus récemment on peut mentionner l'échouage de 59 cachalots sur une plage de Nouvelle Zélande, en 1970. La même année, 150 pseudorques vinrent périr sur une plage de Floride. On a ainsi décrit des échouages en masse

pour pratiquement toutes les espèces, y compris les delphinidés, mais la fréquence est plus élevée en ce qui concerne les espèces pélagiques : cachalot, pseudorque, globicéphale, avec une fréquence maximale observée chez cette dernière espèce.

b) Echouages individuels :

Ils sont régulièrement observés sur toutes les côtes du monde et concernent toutes les espèces. Il est difficile dans ce cas de discerner l'échouage post mortem de l'erreur de navigation, sauf dans le cas où les conditions sont manifestement en faveur de la seconde explication. C'est ainsi qu'en 1950 un jeune rorqual remonta le fleuve Ienissei jusqu'à 400 km de l'estuaire, et finit par s'échouer (TOMILINE), là où un petit cétacé aurait plus aisément retrouvé son chemin.

2 - Etiologie des échouages en relation avec l'écholocation :

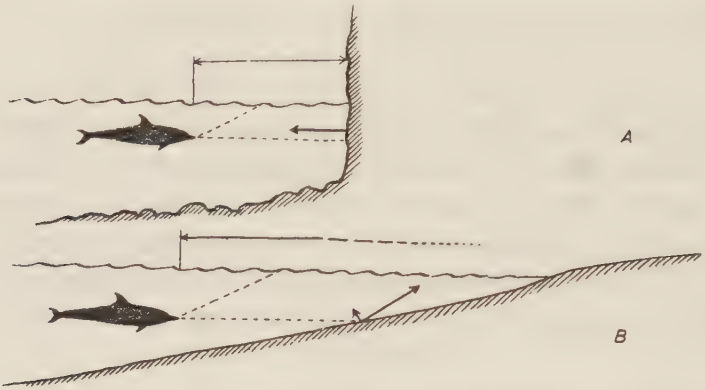
On peut dégager cinq facteurs principaux qui, de manière isolée ou conjointe, viennent perturber le système d'écholocation des cétacés et provoquer les échouages.

a) Facteurs géographiques :

DUDOK van HEEL a analysé en 1962 les lieux où se produisaient préférentiellement les échouages. Il en ressort que le plus souvent les accidents en masse se produisent sur des plages sableuses et en pente très douce. Dans ces conditions en effet, le signal acoustique est dévié vers l'avant et ne revient pas à l'animal, qui ne peut pas percevoir la proximité de la côte. Ce phénomène d'amortissement est appelé coin acoustique (fig.36).

DUDOK van HEEL a confirmé son hypothèse en expérimentant avec un sonar de marine dans des conditions analogues ; les résultats observés sont parfaitement en accord avec sa théorie. De la même façon, une chauve-souris peut heurter dans une pièce un miroir disposé très obliquement, et qui se comporte comme un coin acoustique.

Une fois en eaux peu profondes, le cétacé ne peut plus se retourner et l'échouage est inévitable.



A. L'écho d'une côte abrupte donne des informations précises sur la nature et la distance de l'obstacle. B. L'écho d'une côte en pente douce ne donne que des échos très vagues, donnant l'illusion d'une distance plus grande que celle où cesse la sécurité.

FIG.36: (d'après DUDOK van HEEL)

b) Facteurs spécifiques :

Les relations des fréquences d'échouages montrent une nette différence entre les espèces. Ceci peut être relié au moins à deux aspects :

• La nature du sonar tout d'abord évite le plus souvent aux espèces côtières possédant un sonar à deux composantes de s'échouer, alors que les cétacés pélagiques égarés près des côtes sont moins bien équipés pour repérer la terre.

• Les facteurs éthologiques jouent un rôle prépondérant (TOMILINE). En effet, chez certaines espèces, l'échouage d'un seul individu entraine inévitablement la perte du troupeau tout entier ; car le premier échoué émet le signal de détresse spécifique qui attire irrésistiblement ses semblables. C'est le principal facteur d'échouage en masse, et il explique pourquoi des cétacés échoués, encore vivants et remis à l'eau assez loin en mer reviennent se jeter aussitôt sur la même côte où leurs congénères agonisent. Le globicéphale semble à ce titre l'espèce la plus grégaire, ce qui explique la plus grande fréquence de ses échouages en masse.

c) Facteurs météorologiques :

DUDOK van HEEL a également expliqué le fait que les échouages se produisent le plus souvent pendant les tempêtes : En cette circonstance, un grand nombre de bulles d'air, de particules de sable et de vase sont en suspension dans l'eau. Elles constituent une gêne importante à la conduction des signaux sonores, surtout à longue portée, et expliquent que même des espèces possèdant un sonar à deux composantes puissent se trouver en situation fâcheuse.

d) Facteurs accidentels :

L'échouage peut se produire même si la pente du littoral est suffisamment forte pour produire un écho, dans le cas de cétacés possèdant un sonar à une seule fréquence. En effet, pendant la chasse, ces espèces n'émettent que des fréquences élevées pour repérer leurs proies ; il a été précisé que de cette façon ils obtiennent des informations précises mais de courte portée. Les basses fréquences étant momentanément abandonnées, par exemple lors de la poursuite d'un banc de poissons, l'information concernant la proximité éventuelle de la côte ne parvient pas au cétacé ; le danger d'échouage augmente donc considérablement au moment de la recherche de nourriture près du rivage, pour des espèces qui ne le fréquentent pas habituellement.

e) Facteurs pathologiques :

On a pu décrire chez les cétacés un grand nombre de maladies parasitaires ainsi que quelques affections bactériennes, qui sont surtout connues en captivité. A titre d'exemple, le bacille du rouget a été fréquemment signalé chez les petits cétacés.

Toute circonstance infectieuse,toxique ou accidentelle concernant les structures d'émission ou de réception des ultrasons s'accompagne évidemment de l'impossibilité d'utiliser l'écholocation. Cette éventualité peut se produire sur des animaux isolés, sur un chef de troupeau, ou même de façon épizootique sur un grand nombre d'individus. Dans les trois cas, la proximité de la côte constitue un danger redoutable.

Les données objectives concernant les échouages en masse des cétacés ont donc permis d'écarter de façon définitive l'opinion naïve, invraisemblable et donc très répandue selon laquelle les cétacés venaient se suicider sur les côtes du monde entier, pris de remords sans doute d'avoir un jour quitté le milieu terrestre et leurs cousins quadrupèdes pour partir, sans réfléchir plus longtemps, à la conquête du milieu marin.

* * * * * *

CONCLUSION GENERALE

PERSPECTIVE D'AVENIR POUR LA CONNAISSANCE DU SONAR DES CETACES :

L'existence d'un organe d'écholocation a été reconnue chez les cétacés depuis plus de vingt ans. Au fur et à mesure de leur avancement, les recherches ont mis en évidence un outil d'une précision étonnante, pouvant dans la plupart des cas se substituer à la vision.

Dans l'avenir, et entre autres choses, la recherche devrait permettre par une étude plus fine de lever les ambigüités qui persistent encore sur le chapitre de la physiologie précise du sonar des odontocètes et tout particulièrement de celui du cachalot, mais aussi de répondre à la question de l'existence de l'écholocation chez les mysticètes.

De manière plus ponctuelle, elle devrait en outre permettre de confirmer ou de démentir deux hypothèses dérivées des théories du sonar biologique et qui concernent le cachalot :

1) - L'hypothèse du phare ultrasonore de BELKOVITCH et YABLOKOV , selon laquelle le cachalot serait capable de concentrer les ultrasons en un très fin faisceau d'une grande puissance, pouvant paralyser momentanément les calmars, ce qui permettrait au cétacé de les capturer plus aisément. Il est vrai que rien ne permet d'expliquer actuellement de quelle manière un cachalot peut capturer un calmar géant, animal beaucoup plus mobile que lui.

2°) - L'hypothèse du repérage par ondes hydroniques de OLSHEVSKY et SHASHEF ; ces auteurs prétendent que l'organe du spermaceti joue le rôle d'émetteur-récepteur d'ondes hydroniques, ondes de nature électromagnétique décrites dans les années soixante (cité par BERZINE):

Les cétacés à spermaceti ne se repéreraient donc pas par ondes sonores mais par ondes électromagnétiques, ce qui conférerait à leur écholocation une précision plus grande. Les ultrasons enregistrés chez les cachalots et hyperoodons ne seraient

que des épiphénomènes liés à l'émission des ondes hydroniques.

Ces théories méritaient d'être mentionnées ; elles n'en restent pas moins à considérer avec la plus grande réserve, car ne reposant sur aucune expérience elles n'ont qu'un caractère hypothétique.

L'ECHOLOCATION DANS LA PHYLOGENESE :

L'écholocation constitue un exemple parmi d'autres de convergence dans l'adaptation à des conditions particulières : Ce mode de guidage est en effet apparu dans des classes animales différentes, chez des espèces devant évoluer avec précision dans un milieu où la vision ne peut pas toujours intervenir.

Il serait des plus intéressants de pouvoir évaluer le moment de cette apparition dans l'échelle de l'évolution animale : la paléontologie permet d'apporter une réponse partielle à cette question.

En effet, il est possible de réaliser des moulages endocrâniens sur des pièces fossiles bien conservées : On peut ainsi étudier les volumes relatifs des parties de l'encéphale et des nerfs crâniens. Par cette méthode, il a pu être établi que les microchiroptères fossiles possédaient des structures céphaliques évoquant l'existence d'un sonar biologique.

Chez les archéocètes, les moulages endocrâniens apparaissent presque aberrants et sont de ce fait très malaisés à interpréter. Cependant, on distingue nettement outre la présence de réseaux admirables, une région encéphalique postérieure hypertrophiée ainsi qu'un très important développement des nerfs trijumeau et acoustique. En outre, l'oreille possède la même structure que celle des cétacés actuels.

Ces observations indiquent que les cétacés les plus primitifs possédaient certainement un sonar, avant même l'apparition du télescopage des os du crâne qui n'existe que chez les mysticètes et les odontocètes. Chez les plus anciens de ceux-ci, on retrouve à fortiori de sérieux indices de l'utilisation de l'écholocation.

Les études paléontologiques ont, de plus, conduit à suspecter l'existence de telles structures céphaliques chez certains représentants de l'ordre des créodontes, mammifères terrestres du tertiaire dont en peut penser que les cétacés dérivent (PIVETEAU), et qui sont par conséquent bien antérieur à ceux-ci.

La paléontologie nous suggère donc que l'écholocation existait avant l'apparition de l'ordre des cétacés.

* * * * * *

Depuis des millénaires, des animaux à sang chaud ont donc accès aux secrets des fosses abyssales, grâce à une physiologie étroitement adaptée et à un remarquable "œil acoustique". Grâce à lui, au cours de leur vie, les cétacés peuvent observer à travers les océans plus de choses qu'un biologiste n'oserait espérer en voir. Et cependant, le principal intérêt que leur porte l'être humain se résume en un massacre aveugle et stupide. Les "baleines" ne doivent-elles donc rien attendre de meilleur des hommes que des harpons à tête explosive ?

* * * * * *

Vu : Le Président de la Thèse

Professeur ROUX

Vu : Le Directeur de l'Ecole Vétérinaire

Professeur R. LAUTIE

Vu : Le Professeur de l'Ecole Vétérinaire rapporteur

Professeur GOUFRAIN

VU ET PERMIS D'IMPRIMER
Toulouse, le 12 MAI 1982

Le Président de l'Université Paul Sabatier

Professeur D. SANCEL

BIBLIOGRAPHIE

1 - ALAIS (P), FINK (M.) RICHARD (B) - Les images ultrasonores.
La Recherche, 1979, n° 101, 642.650.

2 - AUDOUIN (F.) - Une méthode d'analyse fréquentielle de signaux complexes et son application aux cas de signaux biologiques d'écholocation.
Symposium sur les systèmes sonars animaux de Frascati. Ed.R.G. BUSNEL 1966 - INRA-CNRZ.

3 - BACKUS (R.) et SCHEVILL (W.) - Physeter clicks.
in Whales, dolphins and porpoises - 1966. K.S. Norris, édit.,Univ.Calif Press

4 - BARCLAY (R.) et coll. - Echolocation calls produced by trachops cirrhosus (Chiroptera :phyllostomastidae) while hunting for frogs.
Can.J. Zool., 1981, 59, (59) 750-753.

5 - BASTIAN (J.) - The transmission of arbitrary environmental information between bottlenose dolphins. Symposium de Frascati, 1966.

6 - BATTEAU (D.W.) - Theories of sonar system and their application to biological organisms. Tufts University, MEDFORD-MASS, 1966.

7 - BEAMISH et MITCHELL - Ultrasonic sounds recorded in the presence of a blue whale balaenoptera musculus. Deep sea research, 1971, 18, 803-809.

8 - BEAMISH (P) - Behavior and significance of entrapped baleen whales.
in Behavior of marine animals, vol.3, Plenum press 1979, 221-309.

9 - BENHAM (W.) - On the larynx of certain whales.
Proc. Soc. Zool., London 1, 1901, 278-300.

10 - BERZINE (AA) - The sperm whale.
Israel prog.for sci.trans., Jérusalem, 1972.

11 - BLOMBERG (I.) - Pilot whale head oil : Lipid analysis and ultrasonic studies.
in Pgrm of the XIth congress of the internat. soc. for fat research.
Abstract 223, Göteborg, 1972.

12 - BLOOME (K.A.) DREHER (J.J.) - On the microanatomy of the melon and surrounding integument of the porpoise (Tursiops Truncatus).
Lockheed Corp.Calif. Report , n° LR 17084,1963.

13 - BOURDELLE (E.) et GRASSE (P.P.)- Ordre des cétacés.
in Traité de Zoologie , 1955, 17,(1), 341-348.

14 - BUSNEL (R.G.), DZIEDZIC (A.) et ANDERSEN(S.H.) - Rôle de l'impédance d'une cible dans le seuil de sa détection par le système sonar du marsouin. Cr.Soc.Biol., 1965, 159, 69-74.

15 - BUSNEL (R.G.), DZIEDZIC (A.) et ANDERSEN (S.H.) - Seuils de perception du système sonar du marsouin phocœna phocœna en fonction du diamètre d'un obstacle filiforme. Cr.Acad.Sci., 1965, 250, 295-297.

16 - BUSNEL (R.G.) et DZIEDZIC (A.) - Acoustic signals of the pilot whale Globicephala melaena and of the porpoises delphinus delphis and phocaena phocaena. in Whales, dolphins and porpoises. Edit. K.S. Norris, Univ.Calif Press, 1966.

17 - BUSNEL (R.G.) et DZIEDZIC (A.) - Résultats métrologiques expérimentaux de l'écholocation chez phocoena phocoena, et leurs comparaisons avec ceux de certaines chauves-souris. Symposium de FRascati, 1966.

18 - BUSNEL (R.G.) et DZIEDZIC (A.) - Etude des signaux acoustiques associés à des situations de détresse chez certains cétacés odontocètes. in Ann.Instit. Géographique, 1968, 46, fasc.2, 109-144.

19 - CALDWELL (D.K.), CALDWELL (M.C.), RICE (D.W.) - Behavior of the sperm whale, physeter catodon. in Whales, dolphins and porpoises, 1966.

20 - CLARKE (M.C.) - La tête du cachalot. pour la Science, 1979, (17), 67-83.

21 - CUMMINGS (W.L.) et THOMPSON (P.O.) - Underwater sounds from the blue whale balaenoptera musculus. J.Acoustic Soc.Am., 1971, 50, 1193-1198.

22 - DUDOK van HEEL (W.H.) - Audio-direction finding in the porpoise (phocoena phocoena). Nature, 1959, 183, 1063.

23 - DUDOK van HEEL (W.H.) - Sound and cetacea. Netherlands J.Sea Res., 1962, 1, 407-507.

24 - DUDOK van HEEL (W.H.) - Navigation in cetacea. in Whales, dolphins and porpoises, 1966.

25 - DUDOK van HEEL (W.H.) - A proposal for an ecological classification of odontocetes in relation to sonar. in Aquatic mammals, 1981, 8,(2), 65-68.

26 - DUGUY et ROBINEAU - Cétacés et phoques des côtes de France. Ann.Soc.Sci.nat. Char.Mar., suppl. 1, 93.

27 - DZIEDZIC (A.) - Interprétation théorique de certaines données expérimentales sur l'écholocation. Symposium de Frascati, 1966.

28 - DZIEDZIC (A.) - Etude expérimentale des émissions sonar de certains delphinidés. Thèse Doctorat es-science, Université Paris VII, 1978.

29 - EVANS (W.E.) et PRESCOTT (J.H.) - Observations of the sound production capabilities of the bottlenosed porpoise : a study of the whistles and clicks. Zoologica, 1962, 47, 121-128.

30 - EVANS (W.E.) SUTHERLAND (W.W.) BEIL (R.G.) - Directionnal characteristics of delphinid sounds. in Marine bio-acoustics. Travolga pergamon press, 1964.

31 - EVANS (W.E.) et POWELL (B.A.) - Discrimination of different metallic plates by an echolocating delphinid. Symposium de Frascati, 1966.

32 - EVANS (W.E.) - Discussion de l'article de ALAN-CRINNEL : Mechanisms of overcoming interference in echolocating animals. Symposium de Frascati, 1966.

33 - FRASER (F.G.) et PURVES (P.E.) - Hearing in cetaceans : evolution of the accessory air sacs and the structure and function of the outer and middle ear in recent cetaceans. Bull.brit.mus.Nat. hist., Zool, 1960, 7, 1-40.

34 - GALES (R.S.) - Pickup, analysis and interpretation of underwater acoustic data. in Whales, dolphins and porpoises, 1966.

35 - GILMORE (R.M.) - On the mass strandings of sperm whales. Pacific naturalist 1959, 1, 9-16.

36 - GOUW (T.H.) et VLUGTER (J.C.) - Physical properties of triglycerides. III - Ultrasonic sound velocity. Fette Seifen Anstrmittel, 1967, 69, 159-163.

37 - GRIFFIN (D.) - Listening in the dark. Yale Univ.press, New Haven, 1958.

38 - GRIFFITHS (J.W.R.) - Theories of sonar systems in relation to biological organisms. Symposium de Frascati, 1966.

39 - HARRISON (R.J.) - Functionnal anatomy of marine mammals. Academic press 1974. (3 t.)

40 - HARRISON-MATTHEWS (L) - The natural history of the whale. Columbia University Press, New-York 1978.

41 - HERMAN (L.M.) et coll. - Bottlenosed dolphin : double-slit pupil yields equivalent aerial and underwater diurnal acuity. Science, 1975, 189 (4203), 650-652.

42 - HOSCHARD (G.) - L'industrie baleinière. Thèse E N V A, 1954 (n° 6610).

43 - HOSOKAWA (H.) - On the cetacean larynx, with special remarks on the laryngeal sack of the sei-whale and the aryteno-epiglottideal of the sperm whale. Sci.rep. "Whales res. instit.", Tokyo 1950, 3, 23-62.

44 - IRVING (L.) - Elective regulation of the circulation in diving animals. in Whales, dolphins and porpoises, 1966.

45 - JOHNSON (C.S.) - Sound detection thresholds in marine mammals. Symposium de New-York, 1966.

46 - KAMMINGA (C.) - Remarks on dominant frequencies on cetacean sonar. Aq.mammals, 1979, 7 (3), 93-101.

47 - KAMMINGA (C.) et WIERSMA ( ) - Acoustical similarities and differences in odontocete sonar signals. in Aquatic mammals, 1981, 8 (2), 46-63.

48 - KAY (L.) - A plausible theory of echolocation. Anim.Behav., 1962, 10, 34-41.

49 - Mc KAY (S.) - Telemetering physiological information from within cetaceans, and the applicability of ultrasound to understanding in vivo structure and performance. in Whales, dolphins and porpoises, 1966.

50 - KELLOG (R.) - A review of the archeoceti. in Carnegie inst. of Washington pub. 1936, n° 482.

51 - KELLOG (R.)KOHLER et NORRIS (K.) - Porpoise sounds as sonar signal. Science, 1953, 113, 239-243.

52 - KELLOG (R.) - Auditory perception of submerged objects by porpoises. J.A.S.A., 1959, 31, 1-6.

53 - KELLOG (R.) - Auditory scanning in the dolphin. Psych.res., 1960, 10, 25-27.

54 - KOOYMAN (G.L.) et ANDERSEN (H.T.) - Deep diving. in Biology of marine mammals. Academic Press, 1969.

55 - KRUGER (L.) - Specialized features of the cetacean brain. in Whales, dolphins and porpoises, 1966.

56 - LAWRENCE (B.) et SCHEVILL (W.E.) - The functionnal anatomy of the delphinid nose. Bull.mus.comp.Zool., 1956, 114, 103-152.

57 - LEROY (Y.) - L'univers sonore animal. Gauthier-Villars, 1979.

58 - LEVY (J.C.) - Types et protocoles d'expériences à effectuer pour obtenir des résultats comparatifs. Symposium de Frascati, 1966.

59 - LILLY (J.) - Sound emitted by the bottlenosed dolphin. Science, 1961, 133, 1689-1693.

60 - LILLY (J.) - Sonic-ultrasonic emissions of the bottlenose dolphin. in Whales, dolphins and porpoises, Univ. of Calif Press, 1966.

61 - LITCHFIELD (C.), KAROL (R.) et GREENBERG (A.J.) - Compositional topography of melon lipids in the atlantic bottlenosed dolphin, tursiops truncatus : implication for echolocation. Marine Biology, 1973, (23), 165-189.

62 - LITCHFIELD (C.) et coll. - The role of lipids in the acoustical function of the dolphin melon.
10th annual conference on biological sonar and diving mammals. Stanford Inst., Menlo Park, Calif, 1973.

63 - LITCHFIELD (C.) et coll. - Physical factors influencing refraction of the echo-locative sound beam in delphinid cetaceans. Marine Biology, 1979,(52) 285-290.

64 - MØHL (B.) et ANDERSEN (S.) - Echolocation : high-frequency component in the click of the harbour porpoise, Ph.phocoena. J.Acoust.soc.Am.,

65 - MOHRES (F.D.) - General characters of acoustic orientation.Signals and performances of sonar in the order of chiroptera. Symposium de Frascati, 1966.

66 - MORI (F.M.) - Etude anatomique de la région céphalique du marsouin phocaena phocaena. Thèse E N V A, 1970 (n° 37).

67 - NORDMARK (J.) - Perception of distance in animal echolocation. Nature, 1961, 190, 363-364.

68 - NORRIS (K.), PRESCOTT (J.H.), ASA-DORIAN (P.) et PERKINS (P.) - An experimental demonstration of echo-location behavioral in the dolphin tursiops truncatus. Biol. Bull., 1961, 120, 163-176.

69 - NORRIS (K.) - Some problems of echolocation in cetaceans.
in Marine bio-acoustics, Travofga Pergamon Press, 1964.

70 - NORRIS (K.) et EVANS (W.E.) - Variations in porpoise echolocation signals. Symposium de New-York, 1966.

71 - NORRIS (K.) EVANS (W.E.) et TURNER (R.N.) - Echolocation in an atlantic bottlenosed dolphin during discrimination. Symposium de Frascati, 1966.

72 - NORRIS (K.) et EVANS (W.E.) - Directionality of echolocation clicks in the rough-toothed porpoise, steno bredanensis. Marine Biol.acoustics, 1967, 2, 305-316.

73 - NORRIS (K.S.) - The evolution of acoustic mechanism in odontocete cetaceans.
in Evolution and Environment.,pp. 297-324, Yale Univ.Press, 1968.

74 -PAYNE et WEBB - Orientation by means of long range acoustic signalling in baleen whales. Orientation : sensory basis, ed.ADLER - Ann. Ny ac.sc., 188, 140-141.

75 - PILLERI (G.) - Investigations on cetacea. Berne, vol.I,1969 : vol.II,1970 ; vol.III, 1971 ; vol. IV, 1972 ; vol.V, 1973-74 ; vol.VI, 1976.

76 - PIVETEAU, LEHMAN, DECHASEAUX - Cétacés.
in Précis de paléontologie des vertébrés, Masson 1978, pp. 508-516.

77 - PORTIER (P.) - Physiologie des animaux marins. Flammarion 1938, 245 p.

78 - POUCHET et BEAUREGARD - Recherches sur le cachalot. Nouvelles archives du Muséum, 1889, sér. 3, 1-90.

79- POULTER (T.C.) - Systems of echolocation. Symposium de Frascati.

80 - POULTER (T.C.) - Vocalization of the gray whales in laguna ojo de Liebre. in Norsk Hvalfangst. Tidende 1968, 3, 53-62.

81 - POULTER (T.C.) - Sonar of penguins and fur seals. Proceed of the Calif academy of sci., 1969, 4ème série, vol. XXXVI (13) 363-380.

82 - POULTER (T.C.) - An analysis of the vocalisation of the bowhead whale, B. mysticetus. 10th annual conference on biol.sonar and diving mammals,1973.

83 - PURVES (D.) - Anatomy and physiology of the outer and middle ear in cetaceans. in Whales, dolphins and porpoises, 1966.

84 - PURVES (P.E.) - Anatomical and expérimental observations on the cetacean sonar system. Symposium de Frascati, 1966.

85 - REYSENBACH de HAAN (F.) - Listening under water : thoughts on sound and cetacean hearing. in Whales, dolphins and porpoises, 1966.

86 - RIDGWAY (S.) et coll. - Dolphin lung collapse and intramuscular circulation during free diving : Evidence from nitrogen washout. Science, 1979, 206, 1182-1183.

87 - ROSTAND (J.) - Les origines de la biologie expérimentale et l'abbé SPALLANZANI. Fasquelle, 1951.

88 - RUUD (J.T.), JOUSGARD (A.), OTTESTAD (T.) - Studies on the blue whale. HVAL. SKR, Oslo, 1950, n° 33.

89 - SCHEVILL (W.E.), WATKINS (W.A.), BACKUS (R.H.) - The 20-cycle signal and balaenoptera. in Marine Bio-acoustics, Travolga Pergamon Press,1964.

90 - SCHEVILL (W.E.) et LAWRENCE (B.) - Auditory response of a bottlenosed dolphin, tursiops truncatus to frequency above 100 kHz. Symposium of marine bio-acoustics, N.Y., 1966.

91 - SINGLETON (R.C.) et POULTER (T.C.) - Spectral analysis of the call of the male killer whale. inIEEE transsactions on audio and electro acoustics, 1967, vol. AU 15, (2) 104-113.

92 - SLIJPERS (E.T.) - Whales . Hutchinson, London, 1962.

93 - SMALL (G.L.) - The blue whale. N.Y. London; Columbia Univ. Press, 1971.

94 - SPALLANZANI (L.) - Saggio di osservazioni e sperienze intorno all'accieca-mento dei pipistrelli, communicato dal sig. Pietro Rossi al Professore Spallanzani. in Spallanzani, Œuvres, 1794, t. IV.

95 -STEINBERG (J.) - Acoustic-video techniques for the observation of cetaceans. in Whales, dolphins and porpoises, 1966.

96 - THOMPSON (J.J.) - On the cetacean larynx. Studies from the museum of zoology University Collège, Dundee, 1890.

97 - THOMPSON (J.J.) et coll. - Mysticete sounds. in Behavior of marine animals vol.3, cetaceans, Plenum press, London N.Y. 1979.

98 - TOMILINE (A.G.) - The cetaceans. Israel prog.Sc.trans, Jérusalem 1967.

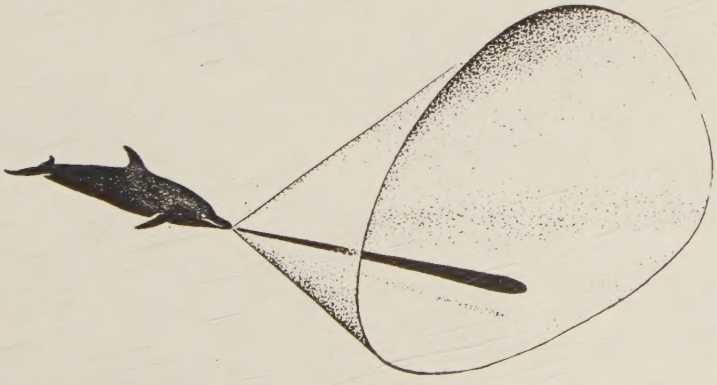
99 - TOUSSAINT (P.) - Contribution à l'étude des facteurs de mortalité chez les cétacés des côtes de France. Thèse E N V T, 1977, n° 51.

100 - TURNER (R.N.) et NORRIS (K.) - Discriminating echolocation in porpoise. J.comp.Exptl.Psych. 1966,

101- TYACK (P.) - Why do whales sing ? The Sciences, publ. by N.Y. acad sci? 1981, 22-25.

102 - VINCENT (F.) - Etude préliminaire de certaines émissions acoustiques de delphi-nus delphis en captivité. Bull. Inst.océanographique, 1960, (1172)

103 - WATKINS (W.A.) - Listening to cetaceans. in Whales, dolphins and porpoises 1966.

104 - WATKINS (W.A.) - Brandwith limitations and analysis of cetacean sounds. J.Acoust.Soc.Am., 1979, 55, 849-854.

105 - WATKINS (W.A.) et SCHEVILL (W.E.) - Characteristic features of the underwa-ter sounds of cephalorhynchus commersonii. J.Mamm. 1980, 61, 738-740.